SHOUT
SHARE
IT

S.975 b

9 AUG. 1910

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 20. Juli 1910.

Inhalt.

Seite

Garjeanne, Lichtreflexe bei Moosen. Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text . . . . 1—6

Nabokich, Über die Wachstumsreize. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . 7—149

Herzog, Anatomische Studien über die Früchte der Anacardiaceen-Gattungen *Mauria* und *Euroschinus*. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . 150—158

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVI.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 1 Tafel und 283 Abbildungen im Text.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Seite

Garjeanne, Lichtreflexe bei Moosen. Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text . . . . 1—6

Nabokich, Über die Wachstumsreize. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . 7—149

Herzog, Anatomische Studien über die Früchte der Anacardiaceen-Gattungen *Mauria* und *Euroschinus*. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . 150—158

Renner, Über die Epidermis der Blätter von *Hakea* und über Gewebeverschiebung beim Streckungswachstum. Mit 43 Abbildungen im Text . . . 159—187

Woycicki, Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen. Mit 151 Abbildungen im Text . . . . 188—340

Usslepp, Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in den oberirdischen Pflanzenteilen. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . 341—376

Hillmann, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Rosaceenhypanth. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . 377—421

Schweidler, Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. Mit 54 Abbildungen im Text . 422—475

Schmidt, Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter . . . . 476—508

Lichtreflexe bei Moosen.

Von

Dr. A. J. M. Garjeanne, Venlo, Niederlande.

Mit Tafel I und 3 Abbildungen im Text.

Seit dem Erscheinen von Molischs Buch „Leuchtende Pflanzen" (1904) weiß man, daß Selbstleuchten nur bei Pilzen und Bakterien unter den parasitischen oder saprophytischen und bei gewissen Peridineen unter den autotrophen Gewächsen vorkommt. Daneben findet man Reflexe gegen intrazellulare Organe oder Substanzen bei einigen Algen und bei *Schistostega osmundacea* unter den Moosen. Das „Blitzen" von Blüten und Blättern in Sommernächten ist wahrscheinlich eine elektrische Erscheinung, mit Elmsfeuer verwandt.

Hat man eine Pflanze mit lackierter Epidermis, oder ist die Kutikula der Oberhautzellen imstande, als Spiegel zu fungieren, so können natürlich auch zahlreiche höhere Pflanzen das Licht reflektieren und bisweilen einen an Selbstleuchten erinnernden Eindruck machen.

Eine Zwischenstufe zwischen der Art und Weise des Leuchtens von *Schistostega* oder *Chromophyton Rosanoffii* und den rein äußerlichen Lichtreflexen bei lackierten Blättern u. s. w. findet man bei einigen Moosblättern. Es ist a priori nicht unwahrscheinlich, daß die unten zu beschreibenden Lichtreflexe bei mehreren großzelligen und großblätterigen Moosen vorkommen. Vorläufig sind sind sie in ausgesprochener Form nur bei den Blättern der Ausläufer von *Mnium rostratum* und *Mnium undulatum* beobachtet, und zwar am schönsten bei erstgenannter Art.

Man findet diese Ausläufer in hand- bis tellergroßen Rasen. Die Flächenausbreitung ist häufig eine noch größere, da vom Rande aus einzelne Stolonen zwischen Gras und Moosen weiterkriechen.

Die Ausläuferrasen sind ausgesprochen ombrophil. Nur an ziemlich dunkelen, feuchten Orten wird man sie in üppigster Entwickelung finden. Dann aber sind es auch stattliche Pflanzen mit großen, je nach Entwickelung und Standort hell- oder dunkelgrünen

Blättern, welche bei *Mnium undulatum* länglich oder zungenförmig, bei *Mnium rostratum* bisweilen fast kreisrund sind.

In einem kleinen Waldgraben unweit Venlo wuchsen die Ausläufer der letztgenannten Art besonders schön. Doch war ihr Standort sehr dunkel, der Graben war schmal und dicht mit Gräsern und Heidekraut überwachsen, und dadurch war es sogar etwas schwierig, zu beobachten, was sich eigentlich auf dem Boden des Grabens angesiedelt hatte. Mit den meisten Pflanzen der etwas spärlichen Grabenflora gelang es denn auch nur in gebückter Stellung, aber die Mniumrasen waren schon in einer Entfernung von etwa 2 Metern bemerkbar, und zwar nicht an Form und Größe, sondern an einem höchst eigentümlichen Glanz.

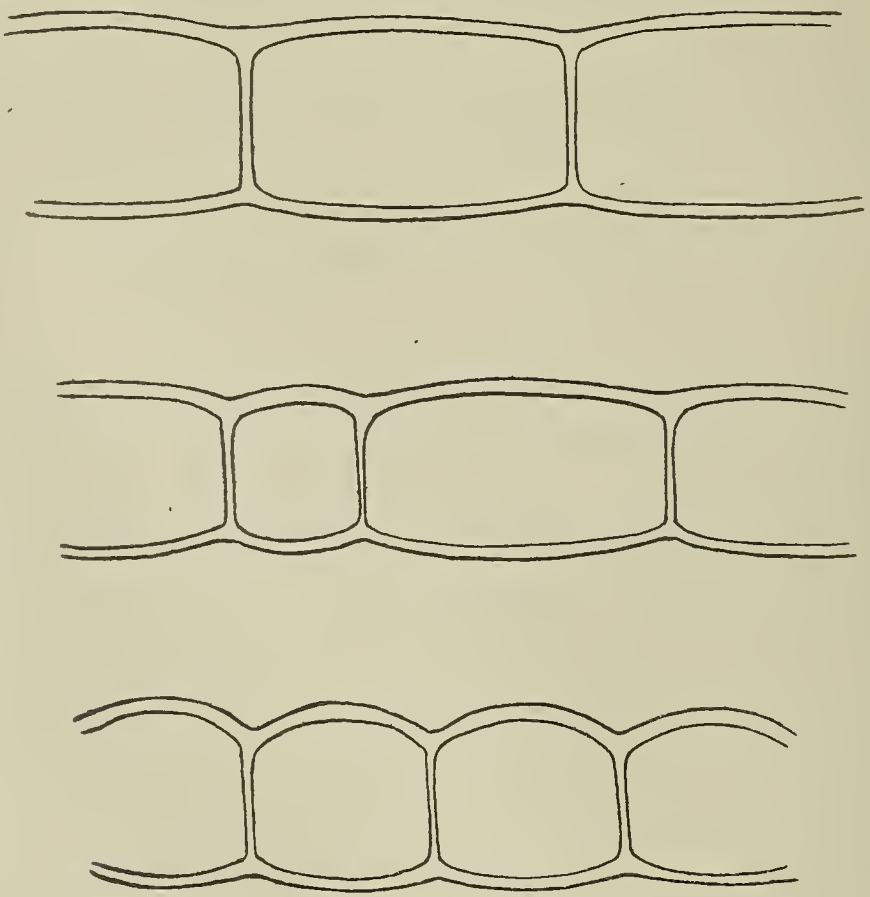


Fig. 1. Querschnitt von Zellen von *Mnium rostratum.*

Bei genauerer Beobachtung zeigte es sich, daß jedes Blatt einen goldig-grünen Glanz ausstrahlte und zwar in einer oder mehreren Lichtkreisen. Dadurch war sofort die Anwesenheit von Wassertropfen zu bemerken, welche sich an der Unterseite der „leuchtenden“ Blätter befanden.

Es zeigte sich an späteren Tagen, daß sich diese Wassertropfen an der Unterseite stets vorfanden nach einer sehr feuchten Nacht oder nach einem nebeligen Morgen, wie sie Ende September und im Oktober so häufig sein können.

Tropfen auf der Oberseite des Mniumblattes sind verhältnismäßig schnell wieder verschwunden, die Tropfen an der Unterseite werden jedoch energisch festgehalten und verursachen obengenannten Lichtglanz. Die goldig-grüne Nuance wurde verursacht von der grünen Farbe der Blattscheibe, durch welche das Licht wieder austreten muß.

Wir kommen zu der folgenden Erklärung des Lichtglanzes: Da die Moosrasen auf dem Boden eines schmalen Grabens wuchsen, fielen die Lichtstrahlen fast senkrecht auf die Blattscheiben. Das Wasser hatte an der Unterseite der Blätter eine bikonvexe oder fast plankonvexe Linse gebildet, welche an der meist gekrümmten Seite an die Luft grenzte.

Die Zellen des Mniumblattes sind, wie die Abbildungen in Fig. 1 zeigen, im Querschnitt auch linsenförmig und können an erster Stelle eine Konvergenz des Lichtes herbeiführen. Zwar wird das nicht der Fall sein mit den Strahlen, welche die Linsenmitte treffen, und mit sonst noch einfallenden Lichtstrahlen, welche durch den optischen Mittelpunkt der Linse gehen. Alle übrigen, senkrecht einfallenden Strahlen werden etwas konvergent aus der Blattzelle in den anhängenden Wassertropfen übertreten.

Die Brechung des Lichtes bei dem Übertritt aus der Zelle ins Wasser ist jedenfalls eine geringere als die, welche an der Grenzfläche von Zelle und Luft stattfand. Beachten wir allein diejenigen Strahlen, welche senkrecht auf die Blattlinsen durch den optischen Mittelpunkt gehen, so erleidet deren Richtung auch beim Übertritt vom Blatt ins Wasser keine Änderung.

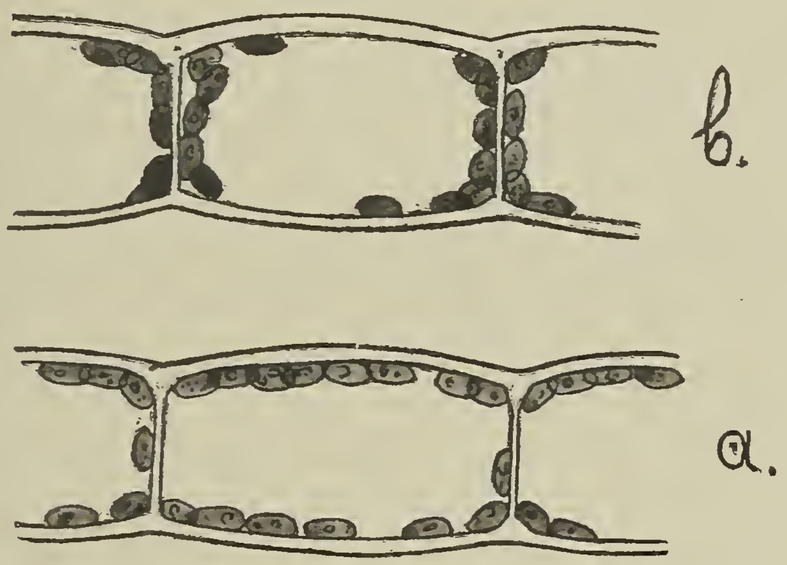


Fig. 2.

a Blattzellen aus der Randpartie eines Blattes, welches keine Flüssigkeitslinse trägt.

b Blattzellen aus der Randpartie des nächsthöheren Blattes, dem ein Wassertropfen künstlich angehängt wurde (helles Tageslicht).

Sie werden jedoch abermals gebrochen an der unteren Fläche der Flüssigkeitslinse beim Übertritt in die Luft. Es ist ohne weiteres aus der Figur 3 zu ersehen, daß nur die mittelsten Strahlen wirklich gebrochen werden, die Randstrahlen werden total reflektiert und zwar zweimal (wenn $\angle g \geqq 48^{\circ} 36'$). Erleiden diese totalreflektierten Strahlen wiederum nur geringfügige Richtungsänderungen beim Übertritt aus dem Wasser in die Blattzelle, sie werden wiederum stärker gebrochen beim Austritt aus der Zelle in die Luft. Dadurch werden sie, wie die Konstruktion zeigen würde, schwach konvergierend weitergehen.

Diese eigentümliche, wenn auch sehr erklärliche Lichterscheinung ist sofort zu unterscheiden von den Lichtreflexen und den Lichtglänzen an der Oberfläche von Blättern. Auch der Goldglanz z. B. von *Plagiothecium* und gewissen Hypnumarten kann nicht mit dem Lichteffekt bei *Mnium* verwechselt werden. Die Plagiotheciumblätter sehen viel weniger leuchtend aus, ebenso die übrigen Moose, welche durch Kutikularstruktur oder sonstige Eigenschaften Licht reflektieren.

Es fragt sich, ob die Mniumausläufer in irgend welcher Weise physiologisch oder biologisch von dem Lichtglanze Vorteil haben. Natürlich kann jede Verstärkung der Lichtintensität für Pflanzen, welche unten auf einem Grabenboden wachsen, von Bedeutung sein, soweit sie ein gewisses Maximum nicht überschreitet. Das ist aber an den schattigen Stellen, wo *Mnium* seine Ausläufer bildet, kaum zu befürchten. Und dann ist es klar, daß eine kräftigere Assimilation die Folge sein wird von der kräftigen Durchleuchtung.

Es zeigte sich, daß im hellen Zimmer die Chlorophyllkörner der Randzellen[1]) des Mooses (an den Stellen, wo die totalreflektierten Strahlen durchgehen) einen anderen Stand annehmen als in den mittleren Zellen des Blattes. Die Chlorophyllkörner der genannten Zellen stehen an den Seitenwänden (Fig. 2a), diejenigen der mittleren Blattzellen an den Außenwänden der betreffenden Zellen (Fig. 2b). Doch findet die Wanderung der Chlorophyllkörner bei Änderung der Lichtintensität nur langsam statt. Bei dem schwachen Lichte auf dem Grabenboden behalten die Chlorophyllkörner ihre Flächenstellung jedenfalls sehr lange bei.

Es erübrigt sich zu untersuchen, ob die Bedingungen für das Auftreten des Lichtreflexes in der Natur häufig zutreffen. Ist dies der Fall, so kann eine physiologische Bedeutung des Lichtreflexes nicht verkannt werden; ist die Erscheinung aber eine seltene, so ist auch ihre Bedeutung eine entsprechend geringe.

Wie schon gesagt, wurde ein intensiveres „Leuchten“ nur beobachtet nach nebeligen Morgen in den ersten Tagen des Oktober. Daß sich unter diesen Umständen ein Wasserniederschlag bildet, ist begreiflich. Die Tropfen an der Oberseite der Blätter verdunsten eher als die, welche sich an der Unterseite gebildet haben. Diese befinden sich in geschützter Lage und haften auch fester an dem Blatte durch die häufig etwas konkave Unterseite desselben. Falls nur die Nebelbildung ein Entstehen von Wassertropfen verursacht, würde der Lichtreflex in den Monaten Oktober, November, Dezember und auch an einigen Tagen des Frühjahrs auftreten. Die drei erstgenannten Monate sind eben für die Assimilation keine günstigen, und die Steigerung der Assimilationsintensität in diesen Monaten ist jedenfalls nützlich.

Soweit die Erfahrung bisher reicht, sind es hauptsächlich die jüngeren Blätter an der Ausläuferspitze, welche am häufigsten eine

---

[1]) Hiermit sind die Zellen in der Nähe des Blattrandes gemeint, nicht die langgestreckten Zellen des Blattsaumes.

Flüssigkeitslinse tragen. Die Zellen dieser Blätter sind nicht so reich an Chlorophyllkörnern als die Zellen der älteren, dunkelgrünen Blätter. Diese älteren Blätter sind (wenigstens in den Monaten September und Oktober) weniger aktive Assimilatoren als die jüngeren. Die Chlorophyllkörner in den Blattzellen sind wenig beweglich, sogar nach zweistündiger Beleuchtung mit Gasglühlicht in einer Entfernung von etwa 30 cm waren sie nicht merkbar von der ursprünglichen Stelle gewandert. Sie haben sich weiter stark entwickelt nach Maß und Zahl; durch gegenseitige Berührung sind sie vieleckig geworden. In diesen Chlorophyllkörnern findet man Stärkekörner, welche vielleicht die Rolle von Reservestoff spielen, denn nach viertägiger Verdunkelung waren sie noch nicht verschwunden.

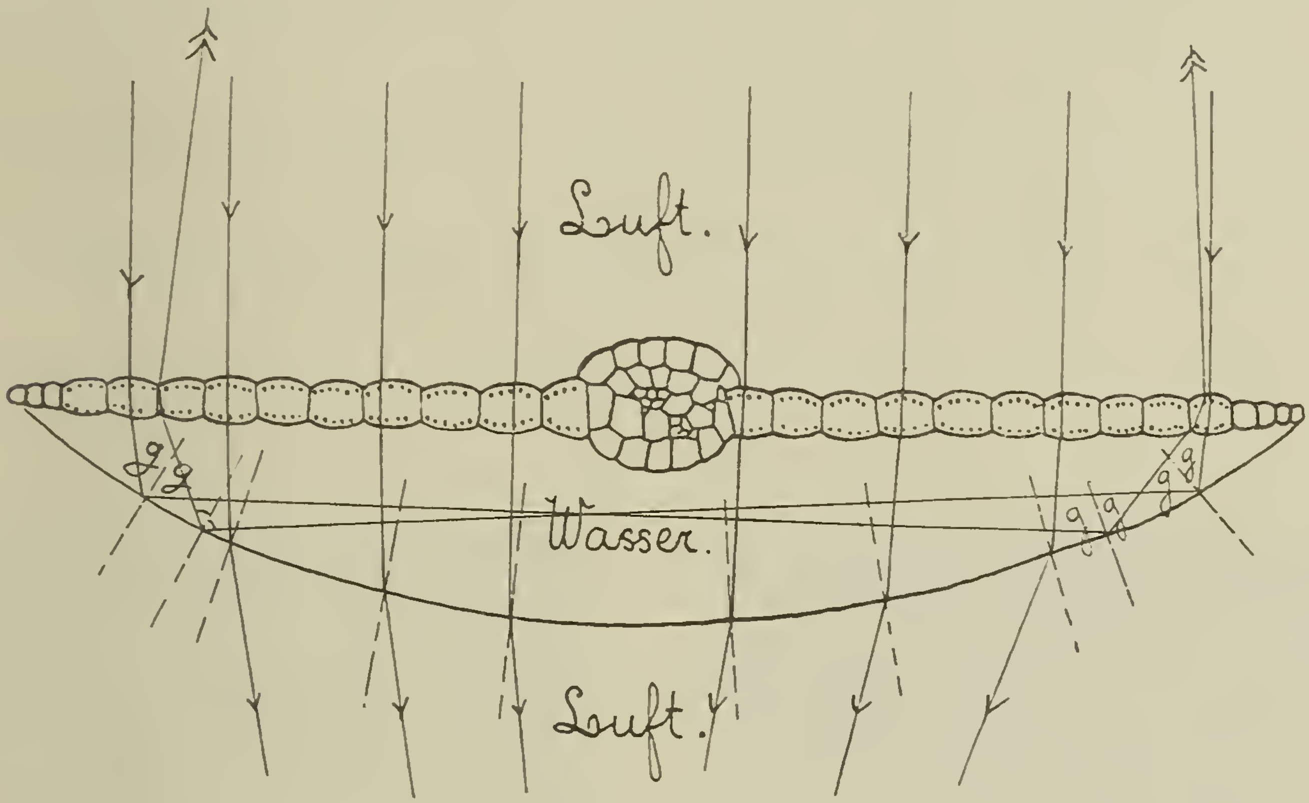


Fig. 3.

Schematische Darstellung des Strahlenganges in einem Mniumblatte mit Flüssigkeitslinse.

Bei diesen älteren Blättern ist die Assimilation gewiß kräftig gewesen, sie ist es aber später nicht mehr, denn eine Stärkezunahme konnte ebensowenig in einigen Tagen konstatiert werden wie eine Verminderung.

Alles in allem zeigt es sich, daß eben die am stärksten assimilierenden Blätter auch diejenigen sind, welche am ehesten eine Flüssigkeitslinse tragen. Einige Bedeutung für das Leben der Mniumpflanzen möchte also der beschriebene Lichtreflex wohl haben, wenn auch diese Bedeutung kaum eine große sein werde.

Die beiden Photogramme sind an verschiedenen Stellen am 7. und 10. Oktober aufgenommen worden und zwar mittelst einer gewöhnlichen Handkamera auf nicht orthochromatischen Wellingtonplatten. Dadurch macht die Erscheinung auf dem Bilde durchaus nicht den Eindruck, welchen der Beobachter bekommt. Die Erikablüten und einzelne fast weißgewordene Betulablätter sind im Bilde heller als die grünlichschimmernden Mniumblätter.

Im Januar 1910 konnte auch bei einigen anderen Moosen (Arten von Hypnazeen und orthotropen Mniumspezies) ein auf demselben Prinzip beruhendes „Leuchten“ beobachtet werden, wenn auch in viel geringerem Maße.

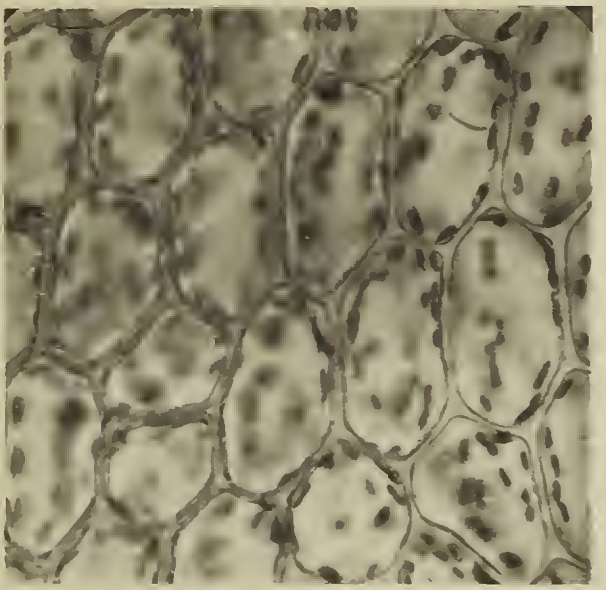
Erklärung der photographischen Tafel.

1. Blattzellen von *Mnium rostratum.* Chlorophyllkörner hauptsächlich an den Seitenwänden. Mikrophotogramm mit Obj. D, Oc. 4 von Zeiß.

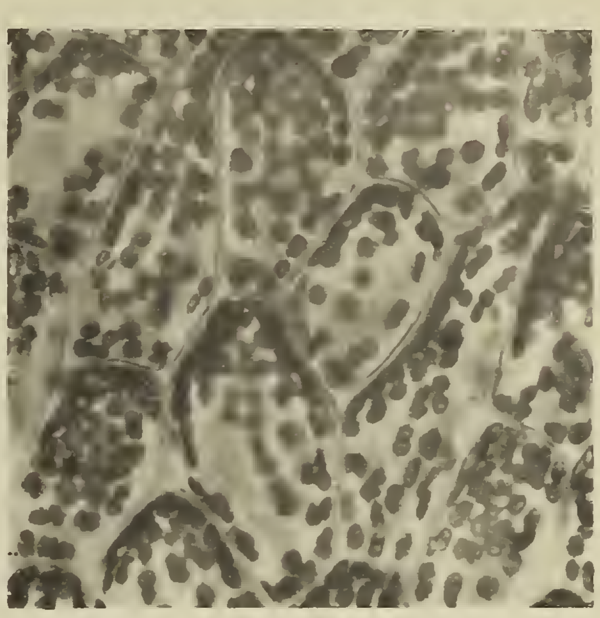
2. Blattzellen von *Mnium rostratum.* Chlorophyllkörner hauptsächlich in Flächenstellung. Mikrophotogramm wie oben.

3. „Leuchtende“ Mniumblätter. Das Moos wächst auf dem Boden eines dunkeln Grabens.

4. Wie oben. Moose zwischen Gras am Rande eines Eichenwäldchens.



1.



2.

3.

4.

Garjeanne.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Uber die Wachstumsreize.

Experimentelle Beiträge.

Von

Prof. Dr. A. J. Nabokich,

Odessa, Universität.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Vorwort.

In den nachfolgenden Studien habe ich versucht, einen Abschluß jener ziemlich vielzähligen Versuche zu machen, welche in den fünf Jahren 1904—1908 von mir ersonnen und ausgeführt worden sind, unter tätiger Mithilfe meiner Schüler, zum Zwecke des Studiums der Wachstumsprozesse der höheren Pflanzen. Die verwendete Zeit erwies sich leider als nicht hinreichend, um die Bearbeitung der Fragen, welche mich interessierten, in einigermaßen erschöpfender Weise zu vollenden. Das in großen Mengen angesammelte Datenmaterial erforderte jedoch eine kritische Durchsicht, ohne welche die weitere Untersuchung des Gegenstandes wenig produktiv sein könnte. Die vorliegende Arbeit erscheint somit als das Resultat einer solchen vorläufigen Übersicht über die glaubwürdigsten der mir zur Verfügung stehenden Daten. Der Schwerpunkt derselben konzentriert sich daher in dem faktischen Material, während viele der von mir jetzt verfochtenen Positionen nur als temporäre Hypothesen anzusehen sind, welche mich nur insofern interessierten und noch interessieren, als sie bei der nachfolgenden Erforschung des Problems als Richtschnur dienen können. Daher habe ich mich bemüht, meine Erörterungen nach Möglichkeit bis auf wenige notwendige Erläuterungen zu den Tafeln der Versuche einzuschränken.

Gleichzeitig mit der Verfassung der vorliegenden Studien erforschte ich eingehend die Literatur über die mich interessierenden Fragen. Dieselbe verlangt dringend einer kritischen Übersicht, da sie an vollständig widersprechenden Fakten und Schlußfolgerungen einen Überfluß offenbart. Der Mangel an Zeit und Mitteln erlaubte es mir nicht, jetzt schon eine Übersicht über die Beobachtungen anderer Autoren zu drucken. Ich hoffe, diese wesentliche Lücke bei den weiteren Veröffentlichungen meines Versuchsmaterials auszufüllen; einstweilen aber bin ich genötigt, mich nur auf ein verkürztes Register der Arbeiten zu beschränken, welche die wesentlichsten Hinweise auf die Wirkung des Wassers, des Sauerstoffes und der salzartigen Substanzen enthalten.

Zugleich fühle ich mich verpflichtet, allen meinen Mitarbeitern hier meine tiefste Dankbarkeit für ihre uneigennützige Beteiligung an der Arbeit auszudrücken. Ich habe meiner eigenen Mühe nicht geschont in der Ausführung der Massenversuche, doch waren meine Bemühungen lange nicht ausreichend, um die Bearbeitung des erwählten Themas einigermaßen vorwärts zu bringen. Zu ganz besonderer Dankbarkeit fühle ich mich Herrn M. J. Pestrjakoff verbunden, dank dessen Energie und Ausdauer es gelungen ist, viele vorläufige Versuche in der schweren Periode des Jahres 1905 auszuführen, welche mit meiner Übersiedlung nach Odessa zusammenfiel. Noch mehr fühle ich mich in der Ausführung meiner eigenen Versuche in den Jahren 1906, 1907 und 1908 Herrn J. E. Ostrowsky verbunden, welcher bei allen meinen Untersuchungen in der erwähnten Periode mit ungewöhnlicher Wißbegierde und Pünktlichkeit mir zur Seite stand.

**Das Agrikultur-chemische Laboratorium der
Kaiserl. Neurussischen Universität.**

I.

Über die sekundäre Wassereinwirkung auf die Pflanze.

Schon lange ist es bekannt, daß die Samen verschiedener Pflanzen infolge des Mangels an gelöstem Sauerstoff im Wasser nicht keimen, so z. B. die Erbsensamen. Jedoch geht die Keimung schon in fließendem Wasser oder bei künstlicher Aëration ganz normal vonstatten.

Andererseits ist festgestellt worden, daß mit der Verminderung des Sauerstoffgehaltes in der Luft die Wachstumsenergie der meisten Pflanzen verstärkt wird. Das Optimum des Wachstums der jungen Pflanzen wird in einem Gasgemisch beobachtet, welches mehrere male weniger Sauerstoff enthält als die Luft.

Die Kombination der erwähnten Versuchsergebnisse führt uns zu dem Schlusse, daß das die Pflanze benetzende Wasser infolge seiner schwachen Sauerstofflöslichkeit die Rolle eines Regulators der Wachstumsprozesse spielt. Je nach den Versuchsbedingungen, der Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffes, der Dicke der isolierenden Wasserschicht und dem Sauerstoffbedürfnis des Objektes, kann man bald eine Hemmung, bald eine Verstärkung der Wachstumsenergie unter dem Einflusse der Benetzung erwarten.

In allen in der Natur vorkommenden Fällen der Benetzung der wachsenden Organe mit Wasser, z. B. bei Taufall, Nebel- oder Regenniederschlägen, bei der Selbstbenetzung infolge der Guttation und auch bei künstlicher Bespritzung, Begießung und Überschwemmung der Pflanzen müssen wir Veränderungen in der Wachstumsenergie erwarten, und zwar nicht nur infolge der veränderten Verdunstung oder Aufnahme der nötigen Feuchtigkeit, sondern auch infolge einer Änderung der Einwirkungsbedingungen des atmosphärischen Sauerstoffes auf die Pflanze. In meinem Aufsatze über das anaërobe Wachstum wurde schon bewiesen, daß das Eintauchen der Hypokotyle von *Helianthus annuus* ins Wasser eine Vergrößerung der Wachstumsenergie fast um das anderthalbfache herbeiführt. Damals versuchte ich, diese Erscheinung auf Grund verschiedenartiger Kontrollversuche durch die Sauerstoffeinwirkung zu erklären.[1]) Die früheren Versuche könnten jedoch manchem Zweifel Raum geben und veranlaßten mich daher, denselben Gegenstand von neuem zu untersuchen.

In einigen Versuchen erhielt ich um zwei- bis dreifach größere Zuwüchse im Wasser als in feuchtem Raume. Solch ein Ergebnis der Versuche kann man nicht nur allein dem Einflusse des Sauerstoffes mit geringem Partialdruck zuschreiben. Meine Versuche zeigten auch, daß das Wachstumsoptimum in einem künstlichen Gasgemisch, das keine schädlichen Stoffe enthielt, bei einem Sauerstoffgehalt von 1—3 % beobachtet wird, wobei die Hypokotyle der Sonnenblume hier fast anderthalbmal so stark wachsen als in einem Gemisch, das 20—21 % Sauerstoff enthält. Andererseits ist die Sauerstofflöslichkeit im Wasser so gering, daß ein Wasservolumen bei 760 mm Druck und 20° C 37 mal weniger Sauerstoff enthält als das gleiche Luftvolum. Nach dem Sauerstoffgehalt, der höchstens nur 0,57 % sein kann, zu urteilen, kann das Wasser mit der Luft, die bis 20 mm Druck verdünnt ist, verglichen werden. Die Versuche, welche in einer solchen Verdünnung ausgeführt wurden, wiesen manchmal eine bedeutende Wachstumshemmung der Sonnenblume (ibid. p. 167 und 171) auf. Die starke Wirkung des Eintauchens auf das Wachstum der Keimlinge mußte also durch irgend eine andere Ursache als den Sauerstoff hervorgerufen werden. Dem Anscheine nach könnte man in diesem Falle eine gemeinsame Einwirkung von mehreren Nebeneinflüssen vermuten.

Die Kultivierung der Hypokotyle in feuchter Atmosphäre, auch wenn sie mit Wasserdampf gesättigt ist, schließt die Möglichkeit eines Wasserverlustes durch die Pflanze nicht aus. Die Dimensionszunahme der Keimlinge kann außerdem in den Zellen ein Bedürfnis nach Zufuhr neuer Wassermengen hervorrufen. Die feuchte Atmosphäre schließt die Befriedigung dieses Bedürfnisses aus, daher stammt auch die Wachstumshemmung. Bei der Anstellung der Versuche über die Wassereinwirkung muß man also den erwähnten Umstand berücksichtigen.

Die zweite Beeinflussung des Wachstums der Keimlinge konnte auch durch schädliche gasförmige Beimischungen der Laboratoriumsluft verursacht werden. Wenn auch in den Versuchen keine horizontale Nutation der Erbsenpflanze beobachtet wurde, so ist doch nicht zu vergessen, daß die Versuche in einem Raume angestellt wurden, der mit Gas beleuchtet wurde. Eine bedeutende Beimischung des Leuchtgases hemmt aber das Wachstum der Sonnenblume. Ich habe mich davon durch eine ganze Reihe von Versuchen überzeugt. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß kleine Gasmengen umgekehrt eine Verstärkung des Hypokotylenwachstums herbeiführen. In den parallel angestellten Versuchen über das Wachstum im Wasser und in der Luft würde also die Beeinflussung beider Art vorkommen können; der Teil der Keimlinge, der sich in feuchter Luft befindet, würde unter der Einwirkung der schädlichen gasförmigen Beimischungen im Wachstum gehemmt werden, während sich das Wachstum des zweiten Teils im Wasser verstärken würde, weil nur ein kleinerer Teil des Leuchtgases, dessen Löslichkeit im Wasser nur schwach ist, in Lösung geht.

---

[1]) Nabokich, A. J., Über die temporäre Anaërobiose der höheren Pflanzen. T. 1. St. Petersburg 1905. p. 162—176. [Russisch.] — Landw. Jahrb. 1908. Bd. 38. p. 51.) [Deutsch.]

Schließlich ist auch die Möglichkeit der Reizwirkung verschiedener chemischer Verbindungen, die im Wasser enthalten sind, nicht ausgeschlossen; Ammoniak, Säuren, Bleispuren u. s. w. sind, wie es in einer separaten Studie weiter unten gezeigt wird, allein für sich schon fähig, das Wachstum der Sonnenblume scharf zu verstärken; in feuchter Atmosphäre kann aber eine solche Einwirkung gewiß nicht vorkommen.

Unter dem Einflusse verschiedenartiger zusammenwirkender Faktoren würde also ein scharfer Unterschied in der Wachstumsenergie eingetauchter und freier Keimlinge beobachtet werden. Die Untersuchung über die Abhängigkeit des Wachstums von gelöstem Sauerstoff verlangt also eine besondere Rücksicht und Genauigkeit bei der Ausführung der Versuche, welche auf den ersten Blick einfach und leicht erscheinen.

Die Versuche und die Kultur der Keimlinge wurden in einer besonderen Abteilung des Laboratoriums ausgeführt, wo keine Gasleitung vorhanden war, und zwar in einem inneren dunklen Zimmer, wo die Temperatur während ganzer Wochen infolge der geeigneten Lage zwischen warmen Räumen und der Abwesenheit einer eigenen Heizung im Zimmer fast keine Veränderungen aufwies, wie es aus dem täglichen Bulletin der Temperatur nach dem Maximum-Minimum-Thermometer zu ersehen ist. Die beständige Ventilation des Raumes durch die Außenluft von der Straße wurde durch eine Tag und Nacht funktionierende Wasserpumpe erzielt. Die Pumpe trieb frische Luft ins Zimmer und diese verbreitete sich alsdann auch in die beiden übrigen Zimmer der Abteilung. Die hereinkommende Luft wurde stets bis zur Zimmertemperatur erwärmt, indem sie in engen Glasröhren unter der Decke eine Strecke von ungefähr 15 Metern zurücklegen mußte.

Das zum Abwaschen der Keimlinge und für die Versuche nötige Wasser wurde aus dem gewöhnlichen kalkreichen Wasser der Wasserleitung zubereitet durch vorsichtige Destillation in einem gläsernen Apparate, welcher mit einem Asbestnetz bedeckt wurde und keine Metall- oder Gummiteile besaß. Um ein Überspringen noch nicht destillierter Wassertropfen zu verhüten, wurde ein gebogenes Röhrchen eingeschoben, wie es in den Apparaten zur Ammoniakdestillation bei der Stickstoffbestimmung nach Kjeldal gemacht wird.

Durch das erwähnte Verfahren wurden alle schädlichen gasförmigen und gelösten Beimischungen beseitigt.

Um den Wasserbedarf der wachsenden Keimlinge zu bestimmen, wurden besondere Versuche angestellt. Die 60 mm langen Hypokotyle der Sonnenblume, von den Cotyledonen befreit, wurden vor dem Versuche und nach je 3½ und 22 Stunden des Wachstums in einer Wasserschicht abgewogen. Um den Wasserverlust durch Verdunstung zu vermeiden, wurden die Hypokotylabschnitte vor jeder Abwägung aus dem Wasser der Reihe nach herausgenommen und nach dem raschen Absaugen der sich ansetzenden Tropfen mittelst Filterpapier in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Die Vorbereitung einer jeden Portion zu je 15 Stück verlangte nur einige Minuten.

Die Ergebnisse der zwei Versuche sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Wasseraufnahme durch die Hypokotylabschnitte der Sonnenblume.

Versuche	I	II
Gewicht von 15 lebendigen Hypokotylabschnitten von *Helianthus annuus*, vor dem Versuche	5,020 g	4,885 g
Wasser aufgesogen nach 3½stündigem Wachstum	0,145 g	0,140 g
Dasselbe nach 22stündigem Wachstum in Wasser	0,498 g	0,510 g
Wasser aufgesogen nach 25½stündigem Wachstum	0,643 g	0,650 g
Dasselbe in % des lebendigen Gewichts	12,8 %	13,3 %
Dasselbe in Gramm auf ein Stück berechnet	0,043 g	0,044 g

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß das Wachstum der Sonnenblume von einer bedeutenden Wasseraufnahme begleitet wird, welche 1 g Wasser pro Tag auf je 30 Hypokotylabschnitte erreicht. Die Versuche über die Einwirkung von gelöstem Sauerstoff wurden daher in folgender Weise angestellt.

Für einen jeden Versuch wurden vier gleiche Portionen aus 70 mm langen Hypokotylabschnitten genommen. Die erste Portion wurde in eine feuchte Atmosphäre gebracht und auf einer durchlöcherten Korkplatte auf eine solche Weise befestigt, daß die Kotyledonen der Keimlinge oberhalb der Platte blieben, während die abgeschnittenen Enden der Keimlinge durch die Löcher hindurch in einen Kristallisator mit destilliertem Wasser reichten; die zweite Portion wurde in feuchter Atmosphäre frei auf befeuchtetes Filterpapier gelegt; die dritte Portion wurde in einer Kuvette in eine 5—10 mm dicke Wasserschicht getaucht; die vierte wurde in feuchter, bis 25 oder 160 mm verdünnter Luft in einem 3 Liter großen Destillationskolben untergebracht.

Zuwüchse der 70 mm langen *Helianthus annuus*-Abschnitte.

Portionen zu je 24 Stück	Während 8 Stunden 19° 0 — 18° 6 C		Während 20 Stunden 19° 0 — 18° 5 C	
	mm	%	mm	%
In feuchter Kammer, die Enden in Wasser getaucht	5,3	100	9,6	100
In Wasserschicht	7,3	138	12,7	132
In Luft, bis 25 mm verdünnt	6,3	119	9,6	100
In feuchter Kammer auf Papier	4,8	91	8,8	92

Zuwüchse der *Helianthus annuus*-Abschnitte während 20 Stunden. Nach der Messung von 350 Exemplaren.

Portion	No. d. Versuche n. T° C. Charakter d. Portionen	19° 5 — 18° 8	19° 6 — 18° 7	18° 7 — 19° 0	18° 8 — 19° 0	Durchschnitt
a	In feuchter Kammer, untere Enden in Wasser getaucht	8,67 mm 100	9,23 mm 100	7,4 mm 100	7,4 mm 100	100
b	In feuchter Kammer, auf feuchtem Filterpapier	99	92	104	128	104
c	In einer Wasserschicht, 1 cm dick	147	147	143	170	152
d	In feuchter Luft, verdünnt bis 160 mm; Kolben	121	128	151	146	137

Mir schien es interessant zu sein, dieselben Erscheinungen an parallelen, kurz und lange andauernden Kulturen der Sonnenblume zu verfolgen und die Wachstumsenergie der Sonnenblume bei demjenigen Partialdruck des Sauerstoffes der Luft, welchen der in Wasser gelöste Sauerstoff hat, zu bestimmen. Schließlich war auch die Prüfung der Versuche an irgend einer anderen Pflanze von Bedeutung. Auf alle diese Fragen geben die nachfolgenden Versuchsergebnisse, welche unter den gleichen Vorsichtsmaßregeln wie die früheren erhalten wurden, die Antwort.

Zuwüchse der 70 mm langen *Helianthus annuus*-Abschnitte.

Portionen zu je 16 Stück	Während 9 Stunden 19° 0 — 18° 6 C		Während 22 Stunden 19° 0 — 18° 5 C	
	mm	%	mm	%
In feuchter Kammer, die Enden in Wasser getaucht	3,6	100	9,2	100
In Wasserschicht	7,4	206	13,5	146
In Luft, bis 20 mm verdünnt	6,0	166	11,4	124
In Luft, bis 160 mm verdünnt	6,5	180	12,4	135

Zuwüchse der 50 mm langen Hypokotylabschnitte von *Vicia Faba equina*. 18° 6 — 19° 0 C.

Portionen zu je 10 Stück	In feuchter Kammer	In Wasserschicht	In Luft verdünnt bis 25 mm
Zuwachs während 8 1/2 Stunden	2,1	3,5	3,3
Zuwachs in %	100	167	157

Die angeführten Versuche wurden unter Befolgung aller oben erwähnten Vorsichtsmaßregeln zur Beseitigung der verschiedenen Nebeneinflüsse angestellt; dennoch rief das Eintauchen der Keimlinge ins Wasser, sowie auch die Verdünnung der Luft mit der Pumpe, eine Vergrößerung der Wachstumsenergie fast um das anderthalbfache hervor.

Dem Gesagten möchte ich noch hinzufügen, daß die Versuche von meinem Mitarbeiter Herrn Sarandinaki nochmals wiederholt wurden und ein ähnliches Resultat ergaben. Daher halte ich es jetzt für möglich, die Schlußfolgerung zu ziehen, daß die Wachstumserhöhung im Wasser durch die sekundäre Einwirkung des gelösten Sauerstoffes auf die Zellen verursacht wird.

Es ist mir gelungen, dieselbe Frage auch durch die Versuche mit künstlichem Regen und natürlicher Guttation der Keimlinge zu erläutern. Die Versorgung der Keimlinge mit Wasser fand in diesen Versuchen normal auf dem Wege der Wasseraufnahme durch das Wurzelsystem statt; die Pflanzen befanden sich in absolut feuchter Atmosphäre und nichtsdestoweniger verstärkte die Benetzung jäh die Entwickelung der Keimlinge.

Die Versuche mit künstlichem Regen wurden in einem besonders konstruierten Apparate angestellt, bei dessen Einrichtung mir eine große Hilfe von meinen Mitarbeitern Iwanoff und Borghard geleistet wurde. Dieselben Herren waren auch bei der Ausführung der Versuche beteiligt.

Bei der Ausführung der Versuche im Apparate zum Studium der Regeneinwirkung auf das Wachstum wurden die Pflanzen in einen Tontopf mit durchlöchertem Boden eingepflanzt und auf einen runden kleinen Tisch mit einer nach dem Zentrum hin gesenkten Oberfläche und einem Abflußrohr gestellt. Der Sand wurde so grob gewählt, daß die Wasseransammlung darin unmöglich war. Der Topf mit 3—5tägigen Keimlingen ohne Häutchen, von gleicher Größe, wurde stets in der Weise schief gestellt, daß die bespritzte Hälfte etwas über die nicht bespritzte hervorragte; damit wurde sehr leicht eine gleichmäßige Benetzung des Wurzelsystems aller Keimlinge erzielt. Die nicht bespritzte Hälfte wurde zum Schutze vor Wassertropfen durch eine Schutzplatte abgesondert. Der erwähnte Tisch wurde mit einem Kasten, der mit feuchtem Filterpapier ausgelegt wurde, bedeckt. An der einen Kastenwand wurde eine kleine Öffnung gemacht, durch welche ein Strahl feiner Regentropfen vom Pulverisator her eindrang. Der Doppelpulverisator wurde durch eine Wasserpumpe in Tätigkeit gesetzt; das dazu nötige Wasser trat in dieselben aus zwei miteinander verbundenen 10 Lit.-Ballons ein und hatte stets die Temperatur des Versuchsraumes. Der Tropfenstrahl wurde mittelst zweier Schraubenklemmen an der Pumpe und zweier Schraubenspitzen am Pulverisator reguliert. Es gelang leicht, nicht nur einen beständigen Strahl sehr feiner Wassertropfen zu erhalten, sondern auch denselben derart auf die Pflanzen zu richten, daß der Luftstrom an die Kastenwand anprallte und nur die Tropfen, welche infolge ihres eigenen Gewichtes hinuntersanken, sich auf die Pflanzen niedersetzten. Man kann also sagen, daß in den Versuchen ein „Regen ohne Wind“ vorlag. Der ganze Apparat wurde von außen dicht mit schwarzem Tuche bedeckt. Im Kasteninnern wurde ohne Zweifel eine mit Feuchtigkeit gesättigte Atmosphäre geschaffen: die auf den Pflanzen sitzengebliebenen Tropfen verdampften nicht, die Kotyledonen der Keimlinge sowie auch die Kastenwände wurden leicht mit Myzel bewachsen. Das Bespritzen fand periodisch statt, mit Unterbrechungen während der Nacht und manchmal auch mittags. Die fallenden Tropfen flossen leicht von den Hypokotylen ab, deren Oberfläche ölig ist und sich daher schwierig befeuchten läßt. Der durch den Regen erzielte Erfolg wird in der folgenden Gesamttabelle der Versuche demonstriert; in dieser Tafel ist auch der Kontrollversuch mit Messungen der Keimlinge beider Hälften eines Topfes angeführt, welche der Bespritzung nicht unterzogen wurden.

Versuche mit künstlicher Bespritzung
von *Helianthus annuus*. Temperatur 18° C.

No. d. Versuche	Wachstumsdauer vor d. Versuche in Tagen	Versuchsdauer	Bespritzungsdauer in Stunden	Anzahl der Keimlinge		Länge der Keimlinge in cm		Unterschied zu Gunsten der Bespritzung	
				nicht bespritzt	bespritzt	bespritzt	nicht bespritzt	cm	%
Kontroll-Versuch	4	121	0	122	125	15.6	15.9	+ 0.3	+ 2
1	$3^1/_2$	102	25	134	100	12.2	9.5	+ 2.7	+ 22
2	4	48	21	129	144	13.3	12.0	+ 1.3	+ 10
3	4	79	23	113	147	8.6	7.5	+ 1.1	+ 13
4	4	120	41	103	110	13.6	10.8	+ 2.8	+ 21
5	5	97	45	112	120	13.0	11.0	+ 2.0	+ 16
6	5	119	46	97	99	12.6	10.2	+ 2.4	+ 19
7	5	96	29	160	163	11.6	8.9	+ 2.7	+ 24
Mittelzahl	$4^1/_2$	94	33	121	126	12.0	10.0	+ 2.0	+ 17

Wie aus der Tafel zu ersehen ist, stimmen die Versuchsresultate miteinander gut überein. Die von der Oberfläche bewässerten Keimlinge verlängerten sich während 4—5 Versuchstagen um 10—30 mm mehr, als die von unten ununterbrochen bewässerten Keimlinge. Dieses Resultat wäre kaum durch irgend eine andere Ursache zu erklären, als nur durch die Einwirkung des Sauerstoffes.

Die Fähigkeit der jungen Keimlinge zur Guttation, d. h. zur Ausscheidung von Wassertropfen durch ihre oberirdischen Teile, gestattet eine andere Modifikation der Versuche zur Aufklärung derselben Frage.

Die Tauchversuche lassen manchen Zweifel über ungenügende Wasserversorgung der Keimlinge bestehen. In den Versuchen mit dem Regenfalle wird aber dieser Umstand beseitigt: die Pflanzen beider Portionen erhielten hier in gleichem Maße Wasser aus einem und demselben Sandboden, der ununterbrochen bewässert wurde. Doch wäre es schwer zu behaupten, daß die Temperatur der bespritzten und nicht bespritzten Hälften der Keimlinge die gleiche war; auch könnte man befürchten, daß die Verdunstung auf der nicht bespritzten Hälfte der Keimlinge nicht ganz aufgehoben wurde.

In den Guttationsversuchen kann man auch diesen wahrscheinlich ganz überflüssigen Zweifel beseitigen. In der mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre guttierten die Keimlinge von Weizen, Gerste und Hafer außerordentlich stark, wobei das ausgeschiedene

Wasser an den Blättchen und der Plumula hinunterfloß und diese Organe benetzte. Die Benetzung konnte aber vermieden werden durch Entfernung der Guttationstropfen mit Filterpapier. Die Bestreuung mit Filterpapier störte natürlich die freie Sauerstoffdiffusion nicht, das Guttationswasser aber wurde dabei aufgesogen. Die Durchnässung ging so rasch vor sich, daß die Bestreuung 2—3 mal täglich gewechselt werden mußte. Es ist schwer, vorauszusetzen, daß das zerriebene Filterpapier irgend einen Einfluß auf die Versuchsergebnisse ausüben könnte. Die Kontrollversuche mit den Keimlingen der nicht guttierenden Erbsenpflanze zeigten in der Tat die Unschädlichkeit der Bestreuung. Anstatt der Bestreuung wurde außerdem auch das vielmal wiederholte Entfernen der Tropfen mittelst Filterpapier angewendet. In allen Versuchen verlangsamte das Ausbleiben der Benetzung mit Guttationswasser das Wachstum sehr scharf. Dies erhellt aus den folgenden das Gesamtmaterial umfassenden Tafeln, in welchen die Versuche mit Keimlingskulturen in verdünnter Atmosphäre mit geringem Partialdruck des Luftsauerstoffes als Kontrollversuche angegeben sind. Bei der Ausführung der Versuche waren die Herren Ostrowsky und Mordowsky behilflich.

Guttationsversuche.

Versuchsnummer	Verfahren der Entfernung der Tropfen	Keimlingsalter vor d. Versuche in Tagen	Versuchsdauer, in Stunden	Keimlingzahl, guttierte und nicht guttierte K.	Länge d. Keiml. ohne Guttationstropfen in cm		Länge d. Keiml. mit Guttationstropfen in cm		Längenüberschuß der guttierten Keimlinge in %	
					Blatt	Coleoptyl	Blatt	Coleoptyl	Blatt	Coleoptyl
	Die Hälfte der Keimlinge jedes Topfes wurde mit kleinen Stückchen von Filterpapier bestreut, welches 2—3 mal täglich infolge starker Durchnässung durch das Guttationswasser durch neues Papier ersetzt wurde.	Gerste, *Hordeum vulgare.*								
9		5	120	29+29	7,8	6,0	9,5	6,5	+ 22	+ 8
10		6	168	27+31	7,9	6,1	10,1	6,5	+ 28	+ 3
		Roggen, *Secale cerale.*								
11		4	79	27+32	5,3	4,5	7,6	6,0	+ 43	+ 33
12		4	48	26+28	4,8	4,3	5,8	5,1	+ 21	+ 19
13		4	96	29+30	7,8	5,0	9,4	5,0	+ 20	+ 0
14		4	57	28+26	4,1	3,6	5,1	4,8	+ 24	+ 33
		Hafer, *Avena sativa.*								
15		6	96	30+33	6,7	5,3	7,6	5,7	+ 13	+ 7,5
16		6	98	35+38	7,7	4,1	8,8	4,1	+ 14	+ 0
17		5	120	33+56	4,7	4,5	8,8	6,3	+ 87	+ 40
18		6	50	37+43	4,1	4,3	4,6	4,8	+ 12	+ 12

Guttationsversuche.

Banatka (Weizen), *Triticum vulgare.*

Versuchsnummer	Verfahren der Entfernung der Tropfen	Keimlingalter vor dem Versuche, in Tagen	Versuchsdauer in Tagen	Pflanzenanzahl, guttierte und nicht guttierte Pfl.	Länge d. Keiml. mit und ohne Guttationstropfen in cm		Längenüberschuß der guttierten Keimlinge in %	
					Blatt	Coleoptyl	Blatt	Coleoptyl
1	Tropfen wurden mit Fließpapier siebenmal täglich entfernt.	4	6	21+24	7,2	5,5	+ 20	+ 24
2		6	5	10+11	8,2	5,2	+ 28	+ 25
3		6	5	18+18	6,8	5,0	+ 31	+ 18
4		5	5	24+24	7,5	4.8	+ 20	+ 4
5		4	5	21+24	5,3	4,4	+ 32	+ 23
6		6	5	19+19	8,3	4,4	+ 16	+ 13
7		5	4	41+41	3,5	3,9	+ 83	+ 21
8		4	5	20+22	6,6	4,4	+ 30	+ 27

Kontrollversuche.

Pflanzen	Alter vor d. Versuche in Tagen	Versuchsdauer in Tagen	Pflanzen-Anzahl im Versuche	Luftdruck in cm			
				760 cm		400—250 cm	
				Blatt	Coleoptyl	Blatt	Coleoptyl
Weizen *Triticum vulgare*	4	$5^{1}/_{2}$	23+23	6.7	4,7	8,7	5,9
Roggen *Secale cereale*	4	5	50+47	5,8	5,1	7,5	5,0
Hafer *Avena sativa*	5	5	49+51	6,6	5,0	8,6	5,4
Erbsen *Pisum sativum*	4	2	195+145	Bestreut mit Stückchen von Fließpapier 7,6 cm		nicht bestreut 7,4 cm	

Aus den angeführten Ergebnissen ersieht man, daß die Benetzung der Keimlinge durch das Guttationswasser das Wachstum meistenteils noch in höherem Grade förderte, als es in den Versuchen mit künstlicher Bespritzung gefunden worden war. Diese ist auch ganz begreiflich, weil das Guttationswasser die Keimlinge sozusagen ununterbrochen begießt. Neue Tropfen bildeten sich schon 10—30 Minuten nach dem Hinunterfließen der sich früher angesetzten, und dieser Prozeß geht Tag und Nacht vor sich, sobald sich die Pflanzen nur unter der Glasglocke in feuchter Atmosphäre befinden. Man darf aber bei der Beurteilung der mitgeteilten Beobachtungen nicht vergessen, daß die Pflanzen der nicht bespritzten Hälfte eines jeden Topfes ihrerseits ebenso stark guttierten. In diesen Versuchen wurde nur die Benetzung vermieden; im Keimlingsinnern waren also die Zellen mit Wasser durchtränkt und daher konnten die Pflanzen keinen Mangel an Wasser leiden.

Die Frage über die Einwirkung des flüssigen Wassers auf die Pflanze muß also in dem Sinne beantwortet werden, daß außer einem unmittelbaren Einflusse des Wassers als eines Nährstoffes auf die Pflanze und außer einer indirekten Wirkung durch die Regulation der Transpirationsprozesse noch ein Einfluß des die oberirdischen Pflanzenteile benetzenden Wassers als Isolator von ungünstigem Partialdruck des Luftsauerstoffes ausgeübt wird.

Die Aufklärung der erwähnten Seite dieser Frage scheint mir auf die Notwendigkeit einer Durchsicht des ganzen Gebietes derjenigen Anpassungen hinzuweisen, welche bei den verschiedenen Pflanzen inbezug auf Regen, Tau und Guttationswasser beobachtet werden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir bis jetzt nicht verstanden haben, den Einfluß dieser Erscheinungen auf das Pflanzenleben richtig zu schätzen. In der Gartenkultur wurde aber der Nutzen einer starken Bespritzung schon längst anerkannt, und der praktische Landwirt kennt schon längst die wohltuende Wirkung des Regens auf das Gedeihen der Saat, welche sich durch keine der bekannten Bodenbewässerungen ersetzen läßt. Der Biologe, Botaniker muß jetzt nach meiner Ansicht die Frage an die Tagesordnung stellen, in welchem Grade bei verschiedenen Pflanzen die Benetzung der Wachstumszonen vermieden wird, und ob nicht ein Wasserabfluß von den ausgewachsenen assimilierenden Organen zu den jungen sich entwickelnden Pflanzenteilen beobachtet wird.

II.

Über die Vacuumstarre der höheren Pflanzen.

Eine plötzliche Sistierung des Wachstums höherer Pflanzen nach der Entfernung des atmosphärischen Sauerstoffes wurde schon oftmals von vielen Forschern beobachtet. Der Stillstand der Wachstumsprozesse wurde dabei nicht von einem sofortigen Absterben der Zellen begleitet, weshalb die Erscheinung auch den Namen Vacuumstarre erhielt, wobei vorausgesetzt wurde, daß sich die Pflanzen in Abwesenheit des Sauerstoffs bis zum Absterben in einem Starrezustande befinden.

In meinen Aufsätzen über das anaerobe Wachstum wies ich auf die Unrichtigkeit der angeführten Voraussetzung hin, indem ich durch eine Reihe von Versuchsbeispielen zeigte, daß die Vacuumstarre bei einigen Objekten nur temporär ist und die Pflanzen über kurz oder lang in sauerstoffreiem Medium mit derselben Energie wie in der Luft zu wachsen anfangen. Außerdem wurde von mir bewiesen, daß es gelingt, die Erneuerung der Wachstumsprozesse in Abwesenheit des Sauerstoffes künstlich durch eine Temperaturerhöhung der Umgebung, durch die Auswahl der jungen Objekte für die Versuche oder durch die Ernährung der Keimlinge mit kleinen Quantitäten von Zucker zu beschleunigen. In allen Versuchen wurde jedoch sofort nach der Entfernung des Sauerstoffes eine Wachstumssistierung beobachtet, welche bald sehr kurze Zeit (nur einige Stunden), bald außerordentlich lange (bis 3—4 Tage) anhielt.

Die beschriebene Erscheinung äußerte sich in den Kulturen sehr ungleich und caprice und erschwerte ungemein die Anstellung der vergleichenden Versuche zwecks Erforschung der Physiologie des anaeroben Wachstums. Trotz all der Bemühungen im Laufe der ersten Jahre der Arbeit über die temporäre Anaerobiose der höheren Pflanzen gelang es mir nicht, den erwähnten Wachstumsstillstand zu beseitigen. Die temporäre Vacuumstarre blieb für mich also sowohl in Bezug auf ihren Ursprung als auch auf den Charakter ihres Verlaufes während des anaeroben Pflanzenlebens eine gänzlich rätselhafte Erscheinung. Ich entschloß mich daher, diese Erscheinung näher zu studieren und ein Verfahren zur Beseitigung des Wachstumsstillstandes in sauerstoffreiem Medium zu suchen.

Als Ausgangspunkt für neue Versuche diente mir die Beobachtung, daß in den Kulturen, wo der Wachstumsstillstand lange andauerte, die Wiedererwachung des Wachstums gewöhnlich mit dem Beginn der Vermehrung der Mikroorganismen im Substrate zusammenfiel. Während der anfänglichen Versuche über das anaerobe Wachstum befürchtete ich sehr die Tätigkeit der Bakterien in der Voraussetzung, daß dieselben die Ursache sowohl der Wachstumshemmung als auch des Absterbens der Pflanzen seien. Die Versuche ergaben jedoch ein gerade entgegengesetztes, für mich ganz unerwartetes Resultat, welches darauf hinwies, daß die Bakterien vielmehr das Wachstum der Pflanzen in sauerstoffreiem Medium fördern. Die Voraussetzung, daß die Bakterien Sauerstoff ausscheiden, hielt ich damals für unwahrscheinlich. Vor kurzem ist es aber in meinem Laboratorium Herrn Lebedeff gelungen, zu zeigen, daß die Wasserstoffbakterien bei der Kohlensäureassimilation Sauerstoff ausscheiden, und zweifellos wird daher auch diese Tatsache in Zukunft bei der Anstellung vieler Versuche berücksichtigt werden müssen. Doch wurde das anaerobe Wachstum von mir auch in unbedingt sterilen Kulturen der höheren Pflanzen konstatiert. In anbetracht dieses wesentlichen Umstandes könnte man voraussetzen, daß das Wachstum durch die von den Bakterien beim Stoffwechsel produzierten Stoffe beeinflußt werde. Diese Voraussetzung führte mich auch auf den Gedanken, die Abhängigkeit des Wachstums von der Anwesenheit kleiner Quantitäten Ammoniak, organischer Säuren und Salze derselben im Substrate zu studieren. Dieses Studium schien mir umso interessanter zu sein, als ich mich schon in den Versuchen von 1901 des öfteren der Untersuchung des Einflusses einiger Salze ($NaCl$, KNO_3 u. a.) auf das Wachstum zuwenden mußte. Dann erwies es sich damals bei der Untersuchung der Abhängigkeit des anaeroben Wachstums vom Zucker als notwendig, die isoosmotische Lösung eines solchen Salzes, welches selbst keinen Einfluß auf die Wachstumsenergie ausübte, ausfindig zu machen. Doch ist es mir nicht gelungen, solche Salze aufzufinden. Ich gewann im Gegenteil die Überzeugung, daß meine Objekte gegen die Anwesenheit verschiedener Salze in der Lösung außerordentlich empfindlich waren.

Durch meine neuen Versuche hoffte ich die energischsten Erreger des Wachstums zu finden und die optimalen Konzentrationen derselben zu bestimmen. Die beabsichtigte Untersuchung ist nun dank der gemeinsamen Mitwirkung der Praktikanten meines Laboratoriums zu einer speziellen Untersuchung der Abhängigkeit des normalen Wachstums von den Ionen verschiedener Salze geworden. Zu gleicher Zeit ist es auch gelungen, die oben aufgestellte Frage über die künstliche Beseitigung der Vacuumstarre zu lösen.

Die Lösungen des basischen $(NH_4)_3PO_4$ in Konzentrationen von $^1/_{1000}$ bis $^1/_{100}$ N erwiesen sich als außerordentlich günstig für das Wachstum der Hypokotyle der Sonnenblume, sowohl an der Luft als auch in sauerstoffreiem Medium. Die Versuche wurden in folgender Weise angestellt. Zunächst wurden auf dem Blasertische doppelte Destillationskölbchen hergestellt, die Ableitungsröhre des einen von ihnen wurde an den Hals des anderen angeschmolzen, in die beiden Kölbchen wurden alsdann 100—150 ccm Wasser und Ammoniakphosphat-Lösung eingegossen, in die Substrate jedes Kölbchens eine gleiche Anzahl von abgemessenen Hypokotylabschnitten von *Helianthus annuus* hineingelegt, die Eingußöffnungen der Kolben zugeschmolzen und aus den letzteren die Luft mittelst einer Ölpumpe bei Erwärmung vollständig entfernt. Durch die Ölpumpe wurde ein Vacuum bis 0,1—0,2 mm erzielt. Um die unerwünschte Vermischung der Substrate zu vermeiden, wurde in den hinteren Kolben stets Wasser, in den vorderen die Salzlösung eingegossen. Parallel wurde oft eine gleiche doppelte Kultur in Wasser und in der Ammoniumphosphat-Lösung an der Luft angestellt und die fünfte Portion der gleichzeitig zubereiteten und ausgewählten Keimlingstücke sofort nach der Zuschmelzung der Kolben mit dem Vacuum gemessen. In einigen Fällen wurde die Kolbenanzahl mit gleichartigen Keimlingen verdoppelt, um das Wachstum während zwei Kulturperioden von verschiedener Dauer beobachten zu können.

Nachfolgend führe ich einige Beispiele aus den Protokollen meiner Versuche an und zwar derjenigen Versuche, in welchen alle Keimlingsportionen einer vorherigen temporären Einwirkung des Vacuums unterworfen und durch Wasser oder die Lösung injeziert wurden.

Beispiel I.

Hypokotylabschnitte von neuntägigen *Helianthus annuus*, zu je 36 Stück in der Portion.

Portionscharakter	Kontrollportion vor dem Versuche	Im Vacuum nach $5^{1}/_{2}$ Stunden		Im Vacuum nach 21 Stunden	
		Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N
Mittlere Länge eines Keimlings in mm	61,7	62,0	66,2	65,8	66,9
Mittlerer Zuwachs eines Keimlings in mm	—	+ 0,3	+ 4,8	+ 4,1	+ 5,2

Beispiel II.

Hypokotylabschnitte von zehntägigen *Helianthus annuus*, zu je 30—40 Stück in der Portion.

Portionscharakter	Kontrollportion vor dem Versuche	Nach 2 Stunden			Nach 4 Stunden			Nach 20 Stunden	
			Im Vacuum			Im Vacuum		Im Vacuum	
		In d. Luft, Wasser	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N	In d. Luft, Wasser	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N
Mittlere Länge eines Keimlings in mm	60,9	62,5	60,7	63,5	65,6	61,3	66,4	63,2	67,0
Mittlerer Zuwachs des Keimlings in mm	—	1,6	0,0	2,6	4,7	0,4	5,5	2,3	6,1

Beispiel III.

Achttägige *Helianthus annuus*, zu je 16 Stück in der Portion.

Portionscharakter	Kontrollport. vor dem Versuche	Nach 10 Stunden		Nach 24 Stunden			
		Im Vacuum		Im Vacuum		In der Luft	
		Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,01 N
Mittlere Länge eines Keimlings (mm)	58,3	60,9	65,5	67,6	67,0	70,0	74,2
Mittlerer Zuwachs eines Keimlings (mm)	—	2,6	7,2	9,3	8,7	11,7	15,9

Durch die angeführten Beispiele wird der eigentümliche Charakter der Wachstumserscheinungen sehr schön illustriert, welcher in den Versuchen mit der anaeroben Kultur in Wasser und in der Ammoniumphosphatlösung beobachtet wird. Die Entfernung des Sauerstoffes ruft einen sofortigen Wachstumsstillstand hervor, welcher wenigstens 4—6 Stunden andauert, wonach das Wachstum normal vor sich geht. Phosphorsaures Ammonium beseitigt diesen Stillstand vollständig, indem es ein solch starkes Wachstum der Objekte im Vacuum verursacht, daß die Zuwüchse im Vacuum die Zuwüchse in der Luft unter denselben gleichen Bedingungen übertreffen. Doch wird das Wachstum unter der Einwirkung des reizenden Stoffes bald geschwächt und gänzlich gehemmt, so daß bei einer lange anhaltenden Kultur in sauerstoffreiem Medium die gleichen Zuwüchse in Wasser und in der Lösung des Ammoniumphosphates beobachtet werden.

Sechstägige 40 mm lange Hypokotyle von *Helianthus annuus*

(nach Bemessung von 3000 Exemplaren).

Nummer der Reihenfolge nach	Versuchsdauer in Stunden	Mittlerer Zuwachs im Vacuum in mm		Mittlerer Zuwachs in der Luft in mm		Wachstumsverstärkung im Ammonium in % Wasser = 100	
		Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,03 N	Wasser	$(NH_4)_3PO_4$ 0,03 N	im Vacuum	in der Luft
1	½	0,0	3,0	0,7	1,0	∞	143
2	1	0,0	5,1	1,2	1,7	∞	142
3	2	0,0	8,2	1,6	4,2	∞	262
4	4	0,0	8,3	2,7	7,9	∞	292
5	7	1,2	9,7	4,8	11,1	800	210
6	10	2,8	10,6	6,7	13,5	378	201
7	14	4,3	10,1	9,4	17,2	211	187
8	18	8,1	10,9	11,0	17,7	136	161
9	24	9,2	10,1	12,9	18,6	109	152
10	30	10,7	11,8	13,9	19,8	110	141

Die gemachten Schlüsse werden auch durch die Resultate einer speziellen Versuchsreihe bestätigt, welche von mir gemeinsam mit Herrn Slobodtschikoff ausgeführt wurde und den Zweck hatte, Material für die graphische Darstellung des Wachstumsganges in der Zeit unter dem Einflusse der Reizung durch phosphorsaures Ammonium zu sammeln; in allen Versuchen dieser Reihe wurden doppelte Kulturen gleichzeitig in der Luft und in sauerstoffreiem Medium mit sechstägigen Keimlingen von *Helianthus annuus,* welche in 40 mm lange Abschnitte geschnitten wurde, angestellt. Um die Fehler bei der Bestimmung des Wachstums, welches im phosphorsauren Ammonium überraschend energisch vor sich geht, zu vermeiden, wurde das Schneiden der Portionen für jede Kultur appart ausgeführt, wobei die Portionen der Reihenfolge nach sofort nach dem Schneiden in das Kölbchen gebracht und nach der Anmerkung der Zeit den betreffenden Manipulationen unterworfen wurden. Das Öffnen der Kolben und die Messung der Keimlinge wurde auch der Reihenfolge nach ausgeführt. Für jede in der Tafel angegebene Versuchsdauer wurden zwei bis drei vollständig parallel angestellte Versuche gemacht. Da sich die Angaben der letzteren voneinander nur innerhalb der Grenze der Bemessungsfehler unterschieden, so erlaube ich mir in der Tafel ausschließlich die mittleren für die Versuche von gleicher Dauer berechneten Zahlen anzuführen. Außer den mittleren Zuwüchsen sind in der Tafel auch die Berechnungen in Prozenten angegeben (s. S. 22).

Die vergleichenden Versuche über das Wachstum überhaupt und über das anaerobe Wachstum im besonderen, sind zu schwierig, als daß die Resultate derselben durch mathematisch richtige Kurven ausgedrückt werden könnten. So kommen einige unerwartete Abweichungen in den Serien I und IV zum Vorschein, wenn man die halbstündigen Zuwüchse nach der angeführten Tafel berechnet. Wenn man aber diese Zuwüchse mit den zunächst gelegenen Zuwüchsen verbindet, so erhält man die folgenden Angaben in Bezug auf den Wachstumsgang unter verschiedenen Bedingungen.

Wachstumsgang der Hypokotyle
von *Helianthus annuus*.

Beobachtungsperioden in Stdn.	In der Luft				Im Vacuum			
	Wasser, Zuwüchse in mm berechnet		$(NH_4)_3PO_4$ Zuwüchse in mm berechnet		Wasser, Zuwüchse in mm berechnet		$(NH_4)_3PO_4$ Zuwüchse in mm berechnet	
	für die ganze Periode	für ½ Stde.	für die ganze Periode	für ½ Stde.	für die ganze Periode	für ½ Stde.	für die ganze Periode	für ½ Stde.
1½	1,2	0,40	1,7	0,57	0,0	0,00	5,1	1,70
1	0,4	0,20	2,5	1,25	0,0	0,00	3,1	1,55
5	3,2	0,32	5,9	0,65	1,2	0,12	1,5	0,15
3	1,9	0,32	2,4	0,40	1,6	0,27	0,8	0,13
4	2,7	0,40	2,7	0,34	1,5	0,20	0,0	0,00
4	1,6	0,20	0,5	0,06	3,8	0,47	0,0	0,00
6	1,9	0,24	0,9	0,07	1,1	0,09	0,0	0,00
6	1,0	0,08	1,2	0,10	1,5	0,12	0,0	0,00
30	13,9	—	19,8	—	10,7	—	10,5	—

Aus den angeführten durch die Berechnung erhaltenen Angaben ersieht man, daß die Zuwüchse der Hypokotyle in der Luft 0,6 mm pro Stunde ausmachen, und daß das Wachstum im Laufe der ersten drei Tage ziemlich gleichmäßig vor sich geht, um nachher bedeutend schwächer zu werden. In phosphorsaurem Ammonium der Luft verstärkt sich das Wachstum, wenn auch nicht sofort nach dem Eintauchen der Keimlinge, so jedoch schon nach 1 – $1^1/_2$ Stunden sehr bedeutend; diese Verstärkung ist aber nur eine zeitweilige, so daß eine starke Wachstumsverminderung schon während der ersten Tage der Kultur in der Lösung beobachtet wird. Das gleiche wird auch bei der Einwirkung des Ammoniums in Abwesenheit des Sauerstoffes beobachtet, doch wirkt dasselbe in diesem Falle rascher und energischer, ein Umstand, welcher durch zwei Ursachen bedingt wird. Die Hauptursache besteht, wie es die speziell angestellten Kontrollversuche zeigten, in einer Injektion der Keimlinge während der Entfernung der Luft durch Erwärmung. Das Ammonium dringt im Vacuum in die ganze Zellenmasse jedes Keimlings auf einmal hinein, während die Keimlinge nach dem Eintauchen in die Lösung an der Luft nicht sofort benetzt werden und es einiger Zeit bedarf, bis die Lösung in das Keimlingsinnere eindringt. Die zweite Ursache der Wachstumsverstärkung ist dem Anschein nach das Vacuum selbst. Es ist interessant, daß das Wachstum später sogar im Wasser, trotz der anfänglichen Hemmung, sehr energisch und eine zeitlang sogar stärker als in der Wasserkultur bei Anwesenheit der Luft, vor sich geht, schließlich aber doch geschwächt und sistiert wird. Der Wachstumsgang in verschiedenen Momenten der Anaerobiose ist also demjenigen an der Luft in der Lösung stimulierender Stoffe gleich, wahrscheinlich infolge der Ansammlung der letzteren während des anaeroben Stoffwechsels.

Man kann also mit Sicherheit die Möglichkeit eines ebenso starken Wachstums in sauerstoffreiem Medium, wie es an der Luft bei Anwesenheit der Atmungsprozesse beobachtet wird, konstatieren. Offenbar wird die Energie, welche bei den Atmungsprozessen frei wird, im Überfluß erzeugt; vielleicht ist sie sogar gar nicht notwendig für diejenige Arbeit, welche bei der Verlängerung der Hypokotyle während der Wachstumsprozesse geleistet wird. In Bezug auf diese Tatsache sind die anaeroben Versuche im phosphorsauren Ammonium besonders lehrreich. In den ersten Stunden der Einwirkung des reizenden Stoffes in sauerstoffreiem Medium werden Zuwüchse beobachtet, welche drei- und manchmal noch mehrmal so groß sind als diejenigen an der Luft. Man kann sagen, daß das Wachstum für einen aufmerksamen Beobachter sichtbar wird, weil es von scharfen geotropischen Krümmungen begleitet wird.

Zum Schluß möchte ich noch einige Fragen, welche bei der Beurteilung der beschriebenen Resultate unwillkürlich auftauchen, zu beantworten versuchen.

Vor allem wäre es sehr interessant, die Natur der Einwirkung des Phosphorammoniumsalzes zu erklären. Ist letzteres als ein für das Wachstum notwendiger Nährstoff zu betrachten, oder spielt es nur die Rolle eines Reizstoffes, welcher durch einen das Plasma reizenden Stoff anderer Konstitution ersetzt werden kann?

Die angeführten Ergebnisse geben meiner Meinung nach schon die Antwort auf diese Frage. Der Wachstumsverlauf unter dem Einflusse des $(NH_4)_3 PO_4$ weist sehr deutlich auf die stimulierende Rolle dieses Stoffes hin. Man kann auch in Wirklichkeit das phosphorsaure Ammonium leicht durch Lösungen stimulierender Stoffe mit einer anderen chemischen Zusammensetzung erfolgreich ersetzen. Ich teile hier die Resultate der Versuche mit, welche mit den Lösungen von KH_2PO_4, H_3PO_4, H_2SO_4 und dem Gemische verschiedener Stoffe in den optimalen, das Wachstum in Anwesenheit der Luft stimulierenden Konzentrationen der letzteren ausgeführt wurden. Das Gemisch wurde nach folgendem durch die Vorversuche festgestellten Rezepte zubereitet:

Wasser 2000 g
$(NH_4)_2SO_4$ — 0,032 g
$(NH_4)NO_3$ — 0,160 g
KCl — 0,149 g
$(NH_4)_2HPO_4$ — 0,264 g
$Pb(NO_3)_2$ — 0,00002 g

Die Versuchsergebnisse sind in der folgenden Tafel zusammengestellt.

Wachstum der zehntägigen Hypokotyle
von *Helianthus annuus*, während 6 Stunden.
(Nach Bemessung von 400 Exemplaren.)

Portionscharakter der Keimlinge	Kontrolle vor dem Versuche	In der Luft		Im Vacuum	
		Wasser	Stimulant	Wasser	Stimulier-Stoff
0,001 N KH_2PO_4					
Mittlere Länge des Keimlings in mm	61,4	66,3	66,6	63,2	63,0
Mittlerer Zuwachs in mm	—	4,9	5,2	1,8	1,6
0,003 N H_3PO_4					
Länge, mm	61,0	65,6	68,9	63,4	67,1
Zuwachs, mm	—	4,6	7,9	2,4	6,1
0,001 N H_4PO_4					
Länge, mm	61,0	66,0	69,7	62,9	66,7
Zuwachs, mm	—	5,0	8,7	1,9	5,7
Gemisch					
Länge, mm	61,0	64,4	67,3	62,2	66,7
Zuwachs, mm	—	3,4	7,3	1,2	5,7

Wir ersehen hieraus also, daß die Ausschließung des Ammoniums und die Ersetzung der Phosphorsäure durch Schwefelsäure die Beseitigung der Vacuumstarre nicht verhindern; andererseits wird die Ernährung mit phosphorsaurem Kalium, das fast keine stimulierende Wirkung auszuüben vermag, auch von keiner Beseitigung der Vacuumstarre begleitet, während das Gemisch der optimalen Konzentrationen verschiedener stimulierender Stoffe einen Einfluß ausübt, welcher demjenigen der $(NH_4)_3 PO_4$, $H_2 SO_4$ und $H_3 PO_4$ gleichkommt.

Schließlich ist es noch notwendig, darzulegen, inwiefern die Resultate, welche an der Sonnenblume erhalten wurden, auf andere Objekte anzuwenden sind. In dieser Richtung wurden von mir nur wenige Versuche unternommen, welche zeigten, daß die Reizung der Keimlinge durch chemische Agenten lange nicht immer eine Wachstumsäußerung in sauerstoffreiem Medium garantiert; es gibt jedoch Pflanzen, welche bei der stofflichen Reizung ebensolche Erscheinungen aufweisen, welche bei *Helianthus annuus* beobachtet wurden. Ich führe hier als Illustration zu beiden Fällen zwei typische Versuchsbeispiele an.

Hypokotyle von *Phaseolus vulgaris,* 40 mm Länge.

Portionen zu je 20 Keimlingen	In der Luft		Im Vacuum	
	Wasser	$(NH_4)_3 PO_4$	Wasser	$(NH_4)_3 PO_4$
Mittlere Zuwüchse				
1) während 4 Stunden	0,9	1,1	0,0	2,2
2) während 6 Stunden	0,4	1,2	0,7	2,1

Stengel von *Vicia Faba equina,* 51,4 mm Länge.

Je 15 Keimlinge in der Portion	In der Luft				Im Vacuum			
	Während 6 St.		Während 20 St.		Während 6 St.		Während 20 St.	
	Wasser	Gemisch	Wasser	Gemisch	Wasser	Gemisch	Wasser	Gemisch
Mittlere Länge des Keimlings, mm	55,5	56,9	62,7	63,8	50,8	50,6	52,9	51,3
Mittlerer Zuwachs, mm	4,1	5,5	11,3	12,4	0,4	0,2	1,5	0,9

In meinem weiter oben zitierten Aufsatze über die temporäre Anaerobiose habe ich versucht, den eigenartigen Verlauf des Wachstums in sauerstoffreiem Medium, welches nicht sofort beginnt, jedoch stets mit dem Tode der Hypokotylabschnitte endigt, durch Stimulation und Vergiftung durch die Produkte des anaeroben Stoffwechsels zu erklären. Es will mir scheinen, daß die oben erörterten Versuche einen neuen überzeugenden Beweisgrund zugunsten einer solchen Auffassung der anaeroben Wachstumserscheinungen darstellen. Hiermit zugleich entsteht unwillkürlich die Voraussetzung, daß die Modifikationen des normalen Wachstums an der Luft einen ähnlichen Ursprung besitzen, daß vielleicht die verschiedenartigen chemischen Verbindungen, welche sich in den Zellen während der Prozesse der Ernährung und des Stoffwechsels anhäufen, das Plasma stimulieren und bald eine Verstärkung, bald eine Hemmung des Wachstums hervorrufen. Zur Klarlegung dieses Umstandes wurden Versuche mit Expressionssäften aus den Keimlingen der Sonnenblume angestellt. Die Expressionssäfte wurden sowohl aus ganzen Hypokotylen mit Cotyledonen ohne Wurzeln, als auch aus einzelnen Teilen der Hypokotyle zubereitet.

Die Hypokotylabschnitte wurden im Mörser mit einer Wasserzugabe zerrieben. Der auf diese Weise entstandene Brei wurde sodann mittelst Wasserpumpe durch Watte und Papier filtriert. Dieses Filtrat, welches gewöhnlich durch Kochen seiner Eiweißstoffe entledigt wurde, diente in verschiedenen Verdünnungen als Substrat für die Kultur neuer Hypokotyle.

In meinen Versuchen wurden die Expressionssäfte aus lebendigen Hypokotylen und aus solchen, welche nach dreitägigem Aufenthalt im Vacuum abgestorben waren, miteinander verglichen. Aus je 500 Keimlingen der einen wie der anderen Kategorie wurden, nach der Verdünnung, 300 ccm durchsichtige Flüssigkeit gewonnen; aus dieser Flüssigkeit wurden dann die verschiedenen Konzentrationen der Lösungen zu je 200 ccm pro Portion und 20 Keimlinge zubereitet.

Zuwüchse des *Helianthus annuus*
nach 14 Stunden bei 21° C.

H_2O	Expressionssaft aus lebenden Keimlingen			Expressionssäfte aus abgestorb. Keimlingen		
	von 250 Expl.	von 40 Expl.	von 3 Expl.	von 250 Expl.	von 40 Expl.	von 3 Expl.
18,9 u. 16,0	8,3	13,0	17,3	11,0	15,2	17.6
100	44	69	108	58	80	110

Die Versuche des Herrn Borghard, welcher die Untersuchung dieser Frage auf sich nahm, ergaben noch bedeutendere Modifikationen des Wachstums unter dem Einfluß der verschiedenen Expressionssäfte, wie es zum Beispiel aus den Daten des folgenden Versuches zu ersehen ist, in welchem die Konzentrationen der Lösungen nicht nach Zahl der expressierten Keimlinge reguliert wurden, sondern nach dem Inhalte der Trockensubstanz in den erhaltenen Expressionssäften.

Zuwüchse des *Helianthus annuus*
nach 13 Stunden bei 21° C.

H_2O	Expressionssäfte mit 80 mg Trockensubstanz aus:				
	Kotyledonen	Spitzen	Wachstumszon.	Basis	Wurzeln
18,4	14,6	16,3	17,6	16,2	15,5
100	80	89	96	88	84

H_2O	Kotyledonen mit	Expressionssäfte aus der Wachstumszone der Hypokotyle mit			Wurzeln
	80 mg	80 mg	10 mg	4 mg	80 mg
18,3	14,7	16,6	20,8	22,4	16,4
100	82	93	117	125	92

Die mitgeteilten Resultate der Versuche zeigen sehr deutlich, daß die pflanzlichen Zellen Stoffe enthalten, welche die überraschende Fähigkeit besitzen, die Wachstumsenergie zu modifizieren. Ähnliche Stoffe spielen wahrscheinlich auch die Rolle der sogenannten inneren Faktoren der Pflanzenentwickelung.

III.

Über die Einwirkung der salzartigen Stoffe auf das Wachstum.

In einem früher publizierten Aufsatze wurde schon auf die Umstände hingewiesen, welche mich veranlaßten, die Abhängigkeit des Wachstums von den salzartigen Stoffen zu erforschen. Zu dem damals Gesagten möchte ich noch hinzufügen, daß die von mir ausgearbeitete Kulturmethode der gleichartigen Keimlingsabschnitte in flüssigem Substrate sich als besonders wertvoll für die Erklärung des betreffenden Problems erwies. Bei der Anstellung der Versuche wurde schon vorausgesehen, daß die angewandte Methode die Untersuchung der direkten Einwirkung eines beliebigen Stoffes auf die wachsenden Zellen gestatten werde, während diese Untersuchung ja in den Versuchen mit den Wurzeln durch Umwandlungen, welche salzartige Stoffe auf dem Wege von den Wurzelhaaren bis zu den Keimlingsgipfeln erfahren, erschwert wird. Die Ausführung der Versuche stieß jedoch, trotz der Einfachheit der angewandten Methode, auf ernste Schwierigkeiten. Man brauchte nämlich täglich einige Hunderte gleichartiger Keimlinge. Viele

Kilogramme Samen wurden gekauft, und trotzdem mußte man sich immer wieder neuen Einkäufen der Samen zuwenden und also zu verschiedener Zeit mit den Samen von ungleichem Ursprung und ungleicher Qualität arbeiten. Dies äußerte sich sehr ungünstig an den Versuchsergebnissen, weil die absoluten Zuwachsgrößen variierten und dadurch die nach den Zuwüchsen in reinem Wasser berechneten Prozente, welche die relative Vergrößerung und Verminderung der Wachstumsenergie unter dem Einfluß der untersuchten Substanzen ausdrückten, geändert wurden. Andererseits begünstigte die ununterbrochene Kultur der Sonnenblume die Ansammlung der schädlichen Pflanzenparasiten im Versuchsraume des Laboratoriums. Besonders störte die Versuche diejenige eigentümliche Krankheit der Keimlinge, welche man mit „roter“ Fäulnis der Hypokotyle bezeichnen könnte. Es war daher stets erforderlich, nicht nur den Sand und die Gefäße, sondern auch den ganzen Keimraum zu sterilisieren. Großen Schwierigkeiten begegnete man auch von Seiten der schädlichen Tiere, sowie der Qualität des zur Verwendung gelangten Sandes, Wassers, Salzes und der Laboratoriumsluft. Manchmal litten die Versuche im Laufe ganzer Wochen durch Ratten und Mäuse, welche aus der Wasserleitung in den Versuchsraum eindrangen, indem sie Bleiröhren, den Fußboden, die Türen des Versuchszimmers und der Schränke, worin sich die Pflanzen befanden, zernagten. Der Sand wurde sorgfältig vor und nach der Sterilisation gewaschen; das Wasser wurde in einem Destilierapparate aus Glas zubereitet; die Salzlösungen wurden sorgfältig aus denselben Säuren und Alkalien mit bestimmten Titer hergestellt, deren Wirkung parallel untersucht wurde; in anderen Fällen wurden möglichst reine Präparate von Kahlbaum verwendet; das Versuchszimmer wurde ununterbrochen gelüftet; in den Versuchen wurden 3—15 verschiedene Konzentrationen gleichzeitig geprüft, und nicht nur viele in einem Topfe gezüchtete und sorgfältig ausgewählte Hypokotylabschnitte von gleichem Alter verwendet, sondern auch zwei parallel verlaufende Kulturen in reinem Wasser angestellt, um den Fehler infolge zufälliger Abweichungen in der Kontrollportion zu vermindern. Trotz allen diesen Vorsichtsmaßregeln wechselten nicht selten die Serien der gut verlaufenen Versuche, welche bei der Wiederholung dieselben sich gleichmäßig ändernden Zahlenreihen ergaben, mit Perioden einer ganz fruchtlosen Arbeit ab, während welcher sich die Zuwüchse in den Kulturen plötzlich verminderten und unregelmäßig wurden, indem sie bald in dieser bald in jener Richtung variierten. Manchmal gingen ganze Monate der Arbeit verloren, ehe es wieder gelang, die Hindernisse zu überwinden und die Arbeit während der neuen günstigeren Periode vorwärts zu rücken. Die Untersuchung zog sich daher in die Länge und kann trotz der Unmasse der verwandten Arbeit und Zeit bis jetzt nicht als beendet betrachtet werden.

Indem ich die salzartigen Stoffe vom Standpunkte der Dissotiationstheorie aus betrachtete, stellte ich mir die Aufgabe, die nähere spezifische Rolle der einzelnen Kationen und Anionen in der Erscheinung, welche nach dem Eintauchen der Keimlinge in die Lösungen verschiedener Konzentrationen verschiedenartiger Stoffe beobachtet wird, klar zu legen.

Um diese Aufgabe zu lösen, wandte ich mich der Methode der vergleichenden Versuche mit verschiedenen freien Säuren und Alkalien, sowie auch mit Salzen verschiedener Metalle irgend einer Säure oder mit den Salzen verschiedener Säuren irgend eines Metalles zu. Von vornherein konnte man erwarten, daß die zu erhaltenden Zahlen in Abhängigkeit von der Natur des Kations uud Anions unter übrigen gleichen Bedingungen variieren werden und daß die Wachstumskurven für verschiedene Konzentrationen eines jeden zu untersuchenden Stoffes ein verschiedenes Aussehen haben werden. In der Tat bestätigten die Versuche mit aequimolekularen Lösungen mehrerer Verbindungen das Vorhandensein starker Unterschiede in der Wachstumsäußerung in Abhängigkeit von der chemischen Zusammensetzung der Verbindungen und erlaubte zugleich stets die spezifische Rolle verschiedener Metalle und Säurenreste abzuschätzen.

Die beschriebene Untersuchungsmethode erwies sich jedoch als ungenügend für die vollständige Beantwortung der aufgestellten Frage. Die Wirkung der Katione und Anione kam zwar zum Vorschein, doch konnte man nicht die Rolle eines jeden einzelnen von ihnen richtig abschätzen, weil man stets sogar in den Versuchen mit freien Säuren auf die Beobachtung des Gesamteffektes der beiden Ionen angewiesen war. Außerdem zeigten die Versuche, daß das Wachstum der Objekte in einem jeden Stoffe in Abhängigkeit von der Temperatur, der Wirkungsdauer, der Lösungskonzentration, dem Zustande und Alter der Keimlinge, dem Charakter der vorherigen Erziehung der Pflanzen und verschiedenen anderen Umständen variiert. Infolgedessen war es sehr riskant, sich in den Schlußfolgerungen ausschließlich auf die absoluten und relativen Zuwachsgrößen der Keimlinge zu basieren, um so mehr, als die Größen der negativen und positiven Abweichungen, d. h. die Grade der Verstärkung und Hemmung des Wachstums durch den Stoff schon in Abhängigkeit von den absoluten Zuwachsgrößen im Wasser variierten: durch die bedeutenden Zuwüchse im Wasser glichen sich die Unterschiede in verschiedenartigen Lösungen aus, während das schwache Wachstum im Wasser dagegen äußerlich sehr starke Änderungen des Wachstums unter dem Einflusse der verschiedenen Konzentrationen und der Zusammensetzung der Verbindungen hervorrief. Nur die vergleichenden Versuche, welche auf einmal mit einer großen Anzahl von gleichartigen, gleichzeitig gezüchteten Pflanzen und verschiedenen Konzentrationen einer ganzen Reihe von Stoffen gemacht werden, würden also eine Basis für die richtigen Schlüsse verschaffen, sonst könnte man leicht unverzeihliche Fehler begehen.

Die Ausführung solcher vergleichenden Versuche stößt in der Praxis auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten in Bezug auf das nötige Material und die Zeit, welche für die Anstellung der Experimente und die Bemessungen erforderlich ist. In einem Topfe konnte man nicht mehr als 500 gleichartige Keimlinge erziehen, andererseits wachsen die letzteren so energisch, daß der Zeitverlust bei den Messungen u. a. Manipulationen bedeutende Fehler bei der Wachstumsbestimmung herbeiführt.

Die Mitarbeit einiger Personen half nicht genug, weil bei dem Schneiden und der Bemessung der Keimlinge ein gewisser Fehler stets begangen wird, welcher für verschiedene Personen ungleich ist. Die Frage über den Charakter der Zusammenwirkung der Kationen und Anionen blieb sogar nach der Vermeidung der erwähnten Bestimmungsfehler unbeantwortet, wodurch die Beurteilung der Ergebnisse der vergleichenden Versuche mit verschiedenen salzartigen Stoffen erschwert wurde.

Es erschien also notwendig, eine andere Methode der Versuchsanstellung zur Beantwortung der aufgestellten Frage ausfindig zu machen. Ich verwandte dazu die Methode der vergleichenden Versuche mit den Lösungen zweier Salze, welche einzeln und gemischt untersucht wurden. Auf diesem Wege hoffte ich die Gesetze der kombinierten Einwirkungen klar zu legen und mit ihrer Hilfe die spezifische Rolle jedes einzelnen Kations und Anions abzuschätzen.

Diese Versuche, wo die Kombinationen zweier Verbindungen zur Untersuchung gelangten, verdienten schon deshalb meine Aufmerksamkeit, weil hier die Einwirkung der Ionen H und OH, deren Beseitigung aus der Versuchssphäre mir notwendig zu sein schien, falls die Rolle der Kationen und Anionen verschiedener salzartiger Stoffe erklärt werden sollte, nicht in Betracht gezogen zu werden braucht.

Die Versuche wurden mit Erfolg gekrönt und zugleich sind auch die Ergebnisse begreiflich geworden, welche nach der oben erwähnten ersten Methode erhalten wurden.

Kombinationen zweier Salze.

Helianthus annuus.

60 mm lange Hypokotylabschnitte von 9—12tägigen etiolierten Keimlingen; je 25—30 Stück in der Portion. Zuwüchse nach 20 Stunden bei 17—19° C sind in mm (oben) und % (unten), die Lösungskonzentrationen in Bruchteilen der Konzentration der normalen (also ein Gr.-Mol. in Lit. enthaltenden) Lösung angegeben.

I.

a)

H_2O	NH_4NO_3 0,0005	$(HN_4)_2SO_4$ 0,0005	NH_4NO_3 u. $(NH_4)_2SO_4$
mm	mm	mm	mm
15,6	16,4	20,9	22,2
100	105	134	142

II.

b)

H_2O	$Ba(NO_3)_2$ 0,01	$(NH_4)NO_3$ 0,0035	$Ba(NO_3)_2$ u. $(NH_4)NO_3$
17,3	7,6	23,6	8,4
100	44	136	48

III.

a)

H_2O	$Ba(NO_3)_2$ 0,000005	$(NH_4)NO_3$ 0,0035	$Ba(NO_3)_2$ u. $(NH_4)NO_3$
17,3	17,9	23,6	23,4
100	103	136	135

IV.

b)

H_2O	$Ba(NO_3)_2$ 0,00005	$NaNO_3$ 0,02	$Ba(NO_3)_2$ u. $NaNO_3$
17,1	17,8	13,8	14,3
100	104	81	83

V.

a)

H_2O	KCl 0,0005	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0005	KCl u. $(NH_4)_2SO_4$
22,0	23,8	24,2	26,8
100	108	110	122

VI.

b)

H_2O	KCl 0,0005	$CaSO_4$ 0,0005	KCl u. $CaSO_4$
20,1	21,5	18,1	18,2
100	107	90	92

VII.

a)

H_2O	K_2HPO_4 0,002	NH_4NO_3 0,003	K_2HPO_4 u. $(NH_4)NO_3$
17,7	19,5	23,2	24,2
100	113	135	145

VIII.

c)

H_2O	$Ca(NO_3)_2$ 0,01	$NaNO_3$ 0,02	$Ca(NO_3)_2$ u. $NaNO_3$
18,2	13,3	14,9	13,3
100	74	82	74

IX.

c)

H_2O	$Ba(NO_3)_2$ 0,01	$NaNO_3$ 0,02	$Ba(NO_3)_2$ u. $NaNO_3$
15,5	6,8	12,8	7,3
100	44	83	47

X.

c)

H_2O	$Ca(NO_3)_2$ 0,01	$NaNO_3$ 0,02	$Ca(NO_3)_2$ u. $NaNO_3$
17,6	12,4	15,5	12,4
100	70	89	70

XI.

c)

H_2O	$Ba(NO_3)_2$ 0,01	$BaNO_3$ 0,01	$Ba(NO_3)_2$ u. $BaNO_3$
17,1	7,3	16,2	7,7
100	43	94	45

XII.

a u. b)

H_2O	$(NH_4)_2$ C_2O_4 0,001	$(NH_4)_2$ SO_4 0,001	K_2HPO_4 0,025	$C_2O_4(NH_4)_2$ u. $(NH_4)_2SO_4K_2HPO_4$	
26,0	26,2	28,4	21,4	29,0	23,6
101	101	109	82	111	89

XIII.

b)

H_2O	$(NH_4)_2CO_3$ 0,0005	KCl 0,01	$(NH_4)_2CO_3$ u. KCl
28,9	30,2	15,8	16,5
100	104	54	57

XIV.

a u. b)

H_2O	$(NH_4)_2$ C_2O_4 0,0001	C_2H_5OH 0,01	C_2H_5OH 0,5	$(NH_4)_2C_2O_4$ u. C_2H_5OH (0,01)	C_2H_5OH (0,5)
23,8	25,7	23,9	20,4	26,2	20,8
100	109	101	87	110	88

XV.

b u. c)

H_2O	C_2H_5OH 0,01	$C_6H_{12}O_6$ 0,01	$LiNO_3$ 0,1	C_2H_5OH u. $C_6H_{12}O_6$	C_2H_5OH u. $LiNO_3$
32,8	33,1	32,7	13,1	32,0	13,6
100	101	99	40	98	41

XVI.

a)

H_2O	KH_2PO_4 0,001	$(NH_4)_2SO_4$ 0,001	KH_2PO_4 u. $(NH_4)_2SO_4$
9,1	12,2	13,4	14,5
	Anf. d. Absterb.		Anf. d. Absterb.
100	133	146	158

XVII.

9 Stunden; 21° C; 22 Keimlinge.

b u. c)

H_2O	NaCl		$CaCl_2$	$CaCl_2$ u.	
	0,01	0,05	0,01	NaCl 0,01	NaCl 0,05
7,1	6,01	3,3	3,2	3,8	3,0
100	86	46	45	53	42

c)

H_2O	NaCl 0,01	$CaCl_2$ 0,01	NaCl u. $CaCl_2$
7,4	5,9	3,2	3,5
100	80	43	47

XVIII.

22 Stunden; 21° C; 20 Keimlinge.

b)

H_2O	$MgCl_2$ 0,001	NaCl 0,05	NH_4CNS 0,001	NH_4CNS u.	
				$MaCl_2$	NaCl
12,8	11,0	4,8	15,8	9,7	5,6
100	86	38	123	76	44

c)

H_2O	$CaCl_2$ 0,01	$MgCl_2$ 0,001	NaCl 0,05	$CaCl_2$ u.	
				$MgCl_2$	NaCl
13,5	5,0	11,1	4,8	5,7	4,7
100	37	82	36	42	35

XIX.

22 Stunden; 21° C; je 20 Keimlinge in der Portion.

a u. b)

15,4 100	NH_4CNS 0,001	NaCl 0,05	KH_2PO_4 0,0015	NH_4CHS u. NaCl	NH_4CNS u. KH_2PO_4
15,4	18,9	3,6	16,8	9,6	20,5
100	122	56	109	63	133

b u. c)

H_2O	$MgCl_2$ 0,001	$CaCl_2$ 0,01	NH_4CNS 0,001	$MgCl_2$ u. $CaCl_2$	$MgCl_2$ u. NH_4CNS
15,4	12,8	7,2	18,9	7,6	14,2
100	83	47	122	49	92

b u. c)

H_2O	$CaCl_2$ 0,01	NaCl 0,05	NH_4CNS 0,001	KH_2PO_4 0,0015	$CaCl_2$ u. NaCl	$CaCl_2$ u. NH_4CNS	$CaCl_2$ u. KH_2PO_4
15,4	7,2	8,6	18,9	16,8	6,6	9,5	10,6
100	47	56	122	109	42	61	69

Die angeführten Versuche zeigen sehr deutlich diejenige Gesetzmäßigkeit, welche bei dem Wachstum der Hypokotyle von *Helianthus annuus* im Falle der gemeinsamen Einwirkung zweier salzartigen Stoffe auf die Pflanze zum Vorschein kommt. Der summarische Effekt der Einwirkung ändert sich in Abhängigkeit von dem Charakter der beiden Stoffe. In den Fällen, wo die beiden Stoffe fähig sind, das Wachstum zu verstärken (Versuchskategorie a), beobachtet man einen vollständig summarischen Effekt; jeder Stoff stimuliert die Hypokotyle positiv, unabhängig von dem anderen Stoffe, und die letzteren wachsen außerordentlich energisch. Ganz anders gestaltet es sich, wenn einer der Stoffe das Wachstum hemmt (Kategorie b) oder wenn beide Stoffe für die Pflanze schädlich sind (Kategorie c). Die gemeinsame Einwirkung solcher Verbindungen kommt nicht zum Vorschein, sondern es geht das Wachstum der Objekte in dem Gemische solcher Stoffe mit der gleichen Energie vor sich, wie in der Lösung des giftigen oder des giftigeren Stoffes. Man beobachtet also keine Summierung der schädlichen Einwirkung und keine Schwächung der letzteren in Anwesenheit der Verbindungen, welche die Entwickelung der Hypokotyle positiv stimulieren.

Diese Regel betrachte ich nur als eine erste Annäherung zur Wahrheit. Sie interessierte mich hier nur insofern, als sie eine Orientierung in solch einer unendlich komplizierten Erscheinung, wie die Wachstummodifikation unter dem Einflusse der salzartigen Stoffe, gestattet. Später werde ich die Frage einer eingehenden Betrachtung auf Grund der speziellen Prüfungsversuche unterwerfen.

Das erwähnte Ergebnis der Versuche mit den Kombinationen zweier Salze läßt die zweite Frage aufkommen, ob die Ionen der einzelnen Salze auch denselben zwei Regeln folgen. So könnte man im Falle eines das Wachstum verstärkenden Salzes fragen, ob seine beiden Ionen das Wachstum positiv stimulieren; andererseits könnte es vorkommen, daß in einem das Wachstum hemmenden Salze der schädlich wirkende Ion gemeinsam mit dem minder schädlichen oder sogar positiv wirkenden Ion anwesend wäre.

Die experimentelle Prüfung der angeführten Voraussetzung würde in dem Falle möglich sein, wenn es gelingen sollte, diejenigen Konzentrationen der Säuren und Alkalien ausfindig zu machen, deren Hydroxyl- und Wasserstoff-Ione in Bezug auf die Pflanze neutral wären und deren Kation und Anion noch einen stimulierenden Einfluß auf das Wachstum in der einen oder der anderen Richtung ausüben könnten. Dem Anscheine nach gelingt es, die erwähnte Bedingung zu befriedigen. In der Lösung von Alkalien und Säuren in der Konzentration unter 0,001 N wird der ganze Effekt der Verbindungen hauptsächlich durch die Basis oder den Säurenrest bedingt, so daß man nach dem Ergebnisse des Versuches mit Alkalien und Säuren den Effekt der denselben entsprechenden Salze vorausbestimmen kann.

Ich führe hier einige Beispiele aus den Protokollen der Versuche an, welche von mir in großer Anzahl ausgeführt wurden und wobei die oben erwähnten Regeln bestätigt wurden.

Kombinationen der Basen und Säuren.

XX.

22 Stunden bei 25° C; je 30 Keimlinge in der Portion.

H_2O	$C_2H_2O_4$ 0,0003	NH_4OH 0,0003	$(NH_4)_2C_2O_4$ 0,0003	$(NH_4)HC_2O_4$ 0,0003
30,9	32,3	31,9	33,0	32,7
100	104	103	107	106

XXI.

24 Stunden bei 20° C; je 25 Keimlinge in der Portion.

H_2O	H_3PO_4		$NH_4(OH)$		$(NH_4)_2HPO_4$	
	0,0020	0,0010	0,0015	0,0010	0,0020	0,0013
18,1	19,9	20,0	18,6	19,8	21,1	21,1
100	110	110	103	109	116	116

XXII.

16 Stunden bei 20° C; zu je 25 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4 0,0013	NaOH 0,001	$NH_4(OH)$ 0,001	Na_2HPO_4 0,0013	$(NH_4)_2HPO_4$ 0,0013
14,4	16,7	13,8	16,1	14,0	18,0
100	116	95	112	97	125

XXIII.

11 Stunden bei 21° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4		NaOH		Na_3PO_4	Na_2HPO_4
	0,003	0,001	0,003	0,001	0,003	0,003
9,8	12,1	10,5	8,9	8,4	9,0	8,8
100	123	107	89	86	92	88

XXIV.

7 Stunden bei 22° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	NH_4OH 0,0025	KOH 0,0025	H_2CrO_4 0,0025	$(NH_4)_2CrO_4$ 0,0025	K_2CrO_4 0,0025
8,2	7,9	7,6	9,6	8,0	7,5
100	96	93	117	97	92

XXV.

9 Stunden bei 24° C; zu je 38 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4			NaOH			Na_2HPO_4		
	0,003	0,002	0,001	$^2/_3$0,003	$^2/_3$0,002	$^2/_3$0,001	0,003	0,002	0,001
	tote	unschädlich							
20,3	0	21,0	22,3	18,2	18,6	18,7	19,7	19,9	20,4
100	0	103	110	89	91	92	97	98	101

XXVI.

9 Stunden bei 24° C; zu je 29 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4			NaOH			Na_2HPO_4		
	0,0015	0,001	0,0005	$^2/_3$0,0015	$^2/_3$0,001	$^2/_3$0,0005	0,003	0,002	0,001
					unschädlich				
19,3	20,2	22,2	21,0	17,8	17,9	17,9	18,4	18,9	19,0
100	105	115	109	92	93	93	96	98	99

XXVII.

16 Stunden bei 19° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4			NH_4OH			$(NH_4)_3$ PO_4	$(NH_4)_2$ HPO_4	(NH_4) H_2PO_4
	0,001	0,00067	0,00033	0,003	0,00067	0,00033	0,001	0,001	0,001
10,6	11,3	10,9	10,2	11,4	11,2	10,0	11,3	11,6	11,8
100	124	120	112	124	123	110	124	128	130

H_2O	H_3PO_4			NH_4OH			$(NH_4)_3$ PO_4	$(NH_4)_2$ HPO_4	(NH_4) H_2PO_4
	0,003	0,002	0,001	0,003	0,002	0,001	0,003	0,003	0,003
8,7	11,5	14,1	1,28	12,8	12,7	12,0	12,7	15,4	15,7
100	108	125	113	113	112	106	112	136	139

XXVIII.

17 Stunden bei 18,5° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4			KOH			K_3 PO_4	K_2 HPO_4	KH_2 PO_4
	0,001	0,00067	0,00033	0,001	0,00066	0,00033	0,001	0,001	0,001
10,5	11,9	11,7	10,9	9,4	8,9	8,8	8,8	10,4	11,6
100	113	111	104	89	85	84	84	99	110

H_2O	H_3PO_4			KOH			K_3 PO_4	K_2 HPO_4	KH_2 PO_4
	0,003	0,002	0,001	0,003	0,002	0,001	0,003	0,003	0,003
9,3	8,4	10,4	10,1	6,5	7,0	7,4	7,8	7,7	9,8
100	90	112	109	70	75	80	84	83	105

XXIX.

12 Stunden bei 21° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	H_3PO_4 0,003	H_3PO_4 0,002	H_3PO_4 0,001	NaOH 0,003	NaOH 0,002	NaOH 0,001	Na_3PO_4 0,003	Na_2HPO_4 0,002	NaH_2PO_4 0,001
10,0	12,3	11,2	10,6	8,4	8,9	9,4	8,9	9,1	11,0
100	123	112	106	84	89	94	89	91	110

XXX.

12 Stunden bei 21° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	$H_2C_2O_4$ 0,001	NaOH 0,001	$(NH_4)OH$ 0,001	$Na_2C_2O_4$ 0,001	$(NH_4)_2C_2O_4$ 0,001
8,3	10,5	7,6	9,7	7,4	12,1
100	126	91	117	90	145

XXXI. Nach 7 Stunden bei 17—18° C.

Versuche des Herrn Rogowsky.

Nach der Bemessung von 1035 Keimlingen.

Laugen-Konzentration	Zuwachs H_2O	H_3PO_4	$(NH_4)OH$	$(NH_4)_2HPO_4$
0,0015	12,6	119	106	121
0,0008	10,7	127	119	146
0,0005	10,3	113	108	117
0,0001	10,6	111	115	126

Laugen-Konzentration	Zuwachs H_2O	H_3PO_4	NaOH	Na_2HPO_4
0,0015	12,1	132	99	101
0,0015	11,2	137	97	97
0,0015	11,5	119	92	92

Die Säurenkonzentrationen sind entsprechend $^1/_3$ größer als die gebrauchten Alkalien-Konzentrationen.

XXXII. Nach 17—18 Stunden bei 21° C.
Versuche des Herrn Sarandinaki.
Nach der Bemessung von über 1400 Keimlingen.

H_2O mm	H_2SO_4	$NH_4(OH)$	$Na(OH)$	$(NH_4)_2SO_4$	Na_2SO_4
		0,0005		0,0005	
13,7	114	110	83	118	90
15,8	119	105	78	121	84
15,0	120	107	93	128	99
17,7	113	103	89	111	97

H_2O	H_2SO_4	$Ca(OH)_2$	$CaSO_4$	H_2O	H_2SO_4	$Mg(OH)_2$	$MgSO_4$
		0,0005				0,0001	
18,1	105	87	87	17,8	105	88	90
16,3	121	78	80	18,0	105	89	88

H_2O	HNO_3	$Ca(OH)_2$	$Ca(NO_3)_2$	H_2O	HNO_3	$Mg(OH)_2$	$Mg(NO_3)_2$
		0,0002				0,0002	
19,4	107	90	90	22,7	102	86	85
19,9	103	86	87	21,8	104	90	91

Die oben beschriebenen Resultate erfordern einige Bemerkungen. Wie aus den Versuchen zu ersehen ist, wird in den meisten Fällen ein fast vollständiges Zusammentreffen der Zuwachsgrößen im Salze entweder mit der Summe der Zuwüchse in der Lauge und der Säure oder mit der Zuwachsgröße in der Lauge beobachtet, je nachdem, ob die Lauge auf die Entwickelung der Hypokotyle positiv oder negativ einwirkt. Die Ausscheidung der Kohlensäure durch die Pflanzen, welche nicht zu beseitigen ist, brachte zweifellos die Hydroxyl-Ione aus der Versuchssphäre hinaus, und man war daher gezwungen, mit den Kombinationen der freien Säuren und der kohlensauren Salze zu experimentieren. Infolgedessen gelang es vielleicht, auch eben die so gut mit den oben festgestellten Regeln übereinstimmenden Resultate zu erhalten. Es wäre aber unrichtig, auf Grund unserer Versuche vorauszusetzen, daß der Wasserstoff-Ion und das Hydroxyl selbst keine Rolle in der Modifikation der Wachstumsenergie spielen, falls sie sich in der Lösung in bedeutenderer Konzentration ansammeln.

Man kann annehmen, daß jede Base und jede Säure nach demselben Gesetze wie die Kombinationen zweier Salze oder die Kombinationen des Kations und Anions in einzelnen Salzen einwirken, wobei der Effekt der Basen durch den Charakter der Base und des Hydroxyls, der Effekt der Säuren durch den Charakter des Wasserstoffs und des Säurenrestes bestimmt wird. Vom Standpunkte dieser neuen Voraussetzung aus betrachtet, schien es sehr interessant zu sein, solch eine Versuchsanstellung ausfindig zu machen, welche gestatten würde, die spezifische Rolle der Wasserstoff- und Hydroxyl-Ione aufzudecken. Dieses gelingt in den Versuchen mit starken Konzentrationen der salzartigen Stoffe.

Es handelt sich darum, daß die freien Säuren in Konzentrationen über 0,001 N die Keimlinge nach einigen Stunden leicht töten. Die Alkalien sind, wahrscheinlich infolge der Bildung der kohlensauren Verbindungen, nicht so schädlich wie die Säuren. Dennoch tötet das Ammoniumhydroxyd die Keimlinge in Konzentrationen über 0,007 N, die Ätz-Kali und Natron in Konzentrationen über 0,01 N. Man kommt natürlich auf die Frage, welcher von den die Säuren und Basen zusammensetzenden Ionen die Keimlinge tötet? Wenn die Base oder der Säurenrest einen schädlichen Agent darstellen sollten, so würden die Lösungen der ihnen entsprechenden neutralen Salze ihrerseits die Pflanzen töten müssen. Würde dagegen der Tod durch H oder OH verursacht, so würden die neutralen Salze unschädlich sein und die Säuren und basischen Salze die Keimlinge zugrunde richten, wie es bei den freien Säuren und Alkalien der Fall ist.

Die Versuche geben eine ganz bestimmte Antwort auf diese Fragen.

XXXIII.

9 Stunden bei 21° C; zu je 20 Keimlingsabschnitten in der Portion.

H_2O	H_2SO_4		NaOH		$NaHSO_4$	Na_2SO_4	
	0,01	0,005	0,01	0,005	0,01	0,01	0,005
	tödlich		unschädlich		tödlich	unschädlich	
8,2	2,2	3,6	5,2	6,3	4,2	8,0	8,1
100	27	44	63	76	51	98	99

XXXIV.

18 Stunden bei 21° C; zu je 20 Keimlingsabschnitten in der Portion.
$H_2O = 11,6 = 100$.

H_2SO_4			Na(OH)		
0,002	0,001	0,0005	0,002	0,001	0,0005
tödlich	Anfang des Absterbens	unschädlich	unschädlich		
5,7	11,1	12,6	9,4	9,9	10,5
49	95	109	81	85	90

$NaHSO_4$ 0,002	$NaHSO_4$ 0,001	Na_2SO_4 0,002	Na_2SO_4 0,001
Absterben	Unschädlich	Unschädlich	
11,4	12,3	11,4	11,4
99	105	99	99

XXXV.

19 Stunden bei 21° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion. Parallelversuche.

Konzentrationen N 0,05	0,025	0,010	0,005	0,0025
		H_2SO_4		
		Vollständiges Absterben		
0	0	0	0	40
		NH_4OH		
Tödlich		Absterben		Unschädlich
0	0	10	110	135
		$(NH_4)HSO_4$		
		Vollständiges Absterben		
0	0	0	0	50
		$(NH_4)_2SO_4$		
Anfang des Absterbens			Unschädlich	
35	84	120	132	138

XXXVI.

19 Stunden bei 21° C; zu je 22 Keimlingen in der Portion. Parallelversuche.

Konzentrationen N 0,1	0,05	0,025	0,01	0,005	0,0025
		$H_2C_2O_4$			
		Vollständiges Absterben			
0	0	0	0	0	0
		NaOH			
	Absterben			Unschädlich	
0	0	16	50	56	72
		$NaHC_2O_4$			
		Vollständiges Absterben			
0	0	0	32	46	90
		$Na_2C_2O_4$			
		Unschädlich			
—	55	76	81	91	—

XXXVII.

16 Stunden bei 19° C; zu je 20 Keimlingen in der Portion.

H_2O	NH_4OH			KOH			H_3PO_4		
	0,05	0,025	0,010	0,05	0,025	0,01	0,05	0,025	0,01
	Tödlich		Anfang d. Absterb.	Tödlich		Anfang d. Absterb.	Tödlich		
100	0	0	10	0	0	51	0	0	0

H_2O	$(NH_4)_3PO_4$			$(NH_4)_2HPO_4$			$(NH_4)H_2PO_4$		
	0,05	0,025	0,010	0,05	0,025	0,01	0,05	0,025	0,01
	tödlich	Anfang d. Absterbens	Unschädlich	Unschädlich			tödlich	Anfang d. Absterb.	Unschädl.
100	3	20	85	48	78	113	65	129	155

H_2O	K_3PO_4			K_2HPO_4			KH_2PO_4		
	0,05	0,025	0,01	0,05	0,025	0,01	0,05	0,025	0,01
	Anfang d. Absterbens	Unschädlich		Unschädlich			Absterben	Unschädlich	
100	31	57	75	53	60	66	107	109	112

Die angeführten Versuche zeigen genügend deutlich die Rolle des Wasserstoffions bei derjenigen summarischen Einwirkung, welche durch freie Säuren und saure Salze ausgeübt wird. Wir sehen überall, daß die Entfernung der H und OH aus der Lösung eine vollständige Unschädlichkeit des Salzes zur Folge hat, insofern sein Anion und Kation an und für sich die Pflanze nicht beschädigen. Im Gegenteil ruft das Zurückbleiben des Wasserstoffes, wie es z. B. in den Fällen der sauren Salze vorkommt, unvermeidlich eine Wachstumshemmung und das Absterben der Keimlinge hervor. Dem Anscheine nach verursacht der Wasserstoff-Ion besonders leicht das Absterben der Pflanzen, während die Ionen NH_4, PO_4, SO_4, K, Na, C_2O_4 und wahrscheinlich auch OH verhältnismäßig unschädlich sind, sonst würden die neutralen Salze ihrerseits die Keimlinge zugrunde richten. Von den erwähnten Kationen und Anionen fällt nur NH_4 durch seine etwas erhöhte Aktivität auf, und dementsprechend sind die ammoniakalischen Salze verschiedener

Säuren bei hohen Konzentrationen schädlicher als die Salze von Natrium und Kalium. Ich habe nicht die Möglichkeit, das Verhalten der Pflanzen zu den Ammoniumsalzen überhaupt und zu der Ammoniumlauge im Besonderen sofort eingehend zu betrachten. Diese Aufgabe ist sehr kompliziert und bedürfte einer speziellen Erörterung. Ich weise hier aber darauf hin, daß im Gegenteil zu NaOH und KOH das Ammoniumhydroxyd relativ schwach dissoziiert aber zugleich fähig ist, sehr energisch von den pflanzlichen Zellen absorbiert zu werden, so daß in schwachen Lösungen aus NH_4OH oder Ammoniumsalzen der Kation nach einiger Zeit fast gänzlich aus der Lösung verschwindet und in das Keimlingsinnere übergeht. Auf diese Erscheinung wiesen mehrere Forscher hin und für die Sonnenblume wurde sie durch zahlreiche Versuche, welche in meinem Laboratorium von Herrn Dabachoff ausgeführt wurden, bestätigt.

Unabhängig von der physiologischen Rolle des Radikals NH_4 sind die Lösungen der Ammoniumsalze aller Säuren fähig, das Wachstum der Hypokotyle sehr bedeutend zu verstärken, jedoch nur so lange, bis sich in der Salzlösung eine so große Anzahl von NH_4-Ionen ansammelt, daß in der entsprechenden Lösung von NH_4OH schon keine Verstärkung, sondern eine Hemmung des Wachstums eintritt. Das heißt: das Ergebnis der Versuche mit Ammoniumsalzen in verschiedenen Konzentrationen fällt mit dem Ergebnis der Versuche mit den entsprechenden aequivalenten Lösungen von Ammoniumhydroxyd zusammen. Es ist möglich, daß dieses durch die Anwesenheit der Kohlensäure, welche die Versuche mit Salzen den Versuchen mit freier Alkalie ähnlich macht, bedingt wird.

Ich führe hier aber folgende interessante Experimente mit den Gemischen einer und derselben optimalen Konzentration einer freien Säure mit verschiedenen Quantitäten von Ammoniumhydroxyd an. Die in dieser Weise ausgeführten Versuche beweisen überzeugend, daß der positive Effekt unter dem Einfluß des Gemisches der beiden Stoffe so lange erhalten bleibt, bis die Lösung der Alkalie selbständig, ähnlich wie diejenige der Säure, eine Wachstumsverstärkung herbeizuführen imstande ist. Wenn aber zum Versuche eine schädliche Konzentration der Alkalie verwendet wird, so wird sofort eine Wachstumshemmung im Gemische beobachtet, wobei der Übergang von den positiv wirkenden Konzentrationen sehr jäh ist. Eine starke Stimulation des Wachstums seitens der freien Säure bewahrt sich ununterbrochen sogar in solchen Ammoniumlösungen, welche schon keine Verstärkung des Wachstums hervorrufen, verschwindet aber, in Übereinstimmung mit den oben angeführten Regeln der gemeinsamen Einwirkung der salzartigen Stoffe auf das Wachstum, sofort gänzlich, wenn das Ammoniumhydroxyd anfängt, die Keimlinge zu schädigen. Solch ein Ergebnis der Versuche mit Alkaliüberschuß scheint mir, in Anbetracht der oben erwähnten Beobachtungen über die neutralen Salze, überzeugend die Behauptung zu beweisen, daß der positive Effekt der Säuren nicht durch den Wasserstoff, sondern durch ihre Anione hervorgerufen wird. Die Versuche sind gemeinsam mit Herrn Rogowsky ausgeführt und nachher von mir selbst und auch von Herrn Gezewitsch wiederholt worden. Ich führe einige Beispiele an:

Versuche mit Alkalieüberschuß.

I.

Nach 5 Stunden; 16° C; $H_2O = 9,2 = 100$; $H_3PO_4 = 120$.

Konzentrationen $(NH_4)OH$	0,0038	0,0050	0,0063	0,0075
Zuwachs in der Alkalie	104	107	98	84
Zuwachs im Gemisch von Alkalie und H_3PO_{42} 0,001	129	123	96	90

II.

Nach 6 Stunden; 17° C; $H_2O = 10,6$ mm $= 100$; $H_3PO_4 = 126$.

Konzentrationen $(NH_4)OH$	0,0050	0,0057	0,0063
Zuwüchse in der Alkalie	108	103	98
Zuwüchse im Gemische von Alkalie und H_3PO_4 0,001	124	124	99

III.

Nach 8 Stunden; $H_2O = 9,9 = 100$; $H_3PO_4 = 125$.

Konzentrationen NH_4OH	0,0075	0,0063	0,0050	0,0025
Zuwüchse in der Alkalie	44	74	79	100
Zuwüchse im Gemisch von Alkalie und H_3PO_4 0,001	68	75	99	127

IV.

Nach 7 Stunden; 18° C; $H_2O = 6,8 = 100$; $HNO_3 = 131$.

Konzentrationen $(NH_4)OH$	0,0075	0,0063	0,0050	0,0025
Zuwüchse in der Alkalie	59	60	87	116
Zuwüchse im Gemisch von Alkalie und HNO_3 0,001	69	82	97	129

Einige Bemerkungen möchte ich noch in Bezug auf die Anteilnahme des Wasserstoff-Ions an der Pflanzenabtötung machen. Es handelt sich darum, daß die genaue Wachstumsbestimmung in den Versuchen mit Pflanzenabtötung schwierig auszuführen ist, weil sich die Keimlinge nach der Verminderung des Turgordruckes bedeutend verkürzen. Außerdem stören die jähen Sprünge im Wachstumsgange einzelner Exemplare bei der Bestimmung der Zuwüchse in den Zwischenkonzentrationen. Infolge der individuellen Abweichungen wächst ein Teil der Keimlinge fast gar nicht, während der andere Teil in derselben Lösung so starke Zuwüchse aufweist, daß diese im Falle freier Säuren und einiger sauren Salze oft größer sind als in der Kontrollportion der Keimlinge im Wasser. Diese Erscheinung ist so lehrreich, daß ich sie durch einige Beispiele aus den Versuchsprotokollen illustrieren möchte.

Zuwüchse der 60 mm langen Hypokotylabschnitte von *Helianthus annuus*.

H_2O; 19 Stunden.

15.0; 18.5; 16.5; 12.5; 18.5; 14.5; 16.0; 17.5; 15.0; 15.0; 16.0; 15.5; 15.0 etc.

$NaHC_2O_4$; 0,005 N; 19 Stunden.

9.0; 0.5; 5.0; 7.5; 15.0; 22.0; 3.0; 4.0; 10.0; 3.5; 15.0; 0.5; 11.5 etc.

H_2O; 12 Stunden.

9.5; 10.0; 9.0; 10.0; 8.5; 11.5; 9.5; 8.5; 9.0; 9.0; 8.5 etc.

H_2SO_4, 0.001 N; 12 Stunden.

7.0; 14.0; 6.0; 9.5; 9.5; 11.0; 4.0; 14.0; 7.0; 13.5; 6.0; 10.5; 6.0 etc.

H_2O; 16 Stunden.

14.5; 17.0; 19.5; 16.5; 20.5; 20.0; 18.5; 16.0; 16.0; 18.0; 17.5 etc.

$(NH_4)H_2PO_4$; 0.015 N.

9.0; 15.0; 18.5; 16.5; 21.5; 11.5; 7.0; 5.0; 17.5; 20.0; 8.0; 22.0; 8.5; 19.0 etc.

Die Wachstumssprünge der einzelnen Exemplare, welche in den Übergangskonzentrationen zu den tödlichen Konzentrationen der Säuren und sauren Salze beobachtet werden, hängen scheinbar von der Einwirkung des Wasserstoffions auf die Keimlinge ab. Dem Anscheine nach ist dieser Ion sonderbarerweise befähigt, die Keimlinge in den Lösungen der salzartigen Stoffe naher Konzentrationen bald abzutöten, bald unbeschädigt zu lassen.

Oben sahen wir, daß es gelingt, die Wirkung der neutralen Salze in den Konzentrationen von 0,001 N und schwächer nach dem Wachstumsverlauf in den entsprechenden Lösungen der Alkalien und Säuren vorauszusagen.

Diese Erscheinung kann man nur durch die Voraussetzung erklären, daß in den erwähnten schwachen Lösungen H und OH keine Rolle bei der Wachstumsmodifikation spielen werden, daß diese Modifikation durch die Kationen und Anionen verursacht wird. Oben sahen wir jedoch, daß das Absterben der Keimlinge in Säuren und sauren Salzen durch die Anwesenheit des Wasserstoffions verursacht wird, denn die neutralen Salze und Alkalien sind fast unschädlich. Diese beiden Tatsachen können nur durch die Voraussetzung erklärt werden, daß die Wirkung des Wasserstoffions schon in nahen Konzentrationen jäh variiert.

Wenn alle diese Bemerkungen richtig sind, so könnte man erwarten, daß die sogenannten starken Säuren die Keimlinge bei ungefähr einer und derselben äquimolekularen Konzentration abtöten werden, bei welcher gleiche Quantitäten der H-Ione aller starken Säuren in der Lösung vorhanden sind. In der Tat kann diese Voraussetzung durch Versuche bestätigt werden, welche außerdem darauf hinweisen, daß die tödlichen Konzentrationen der Säuren direkt in die Konzentrationen übergehen, welche die Wachstumsenergie scharf verstärken.

Das Zusammenfallen der tödlichen Konzentrationen, verschiedener Säuren mit den Konzentrationen derselben, die eine Verstärkung der Wachstumsenergie hervorrufen, könnte vielleicht Veranlassung zur Voraussetzung geben, daß nicht nur das Absterben der Pflanzen, sondern auch die positive Stimulation ihres Wachstums durch die Einwirkung des Wasserstoff-Ions hervorgerufen wird. Die Versuche mit Überschüssen an Alkalien und mit Kombinationen der äquimolekularen Lösungen aus Alkalien und Säuren machen, wie es mir scheint, diese Voraussetzung wenig wahrscheinlich. Die angeführten Versuche sind jedoch nicht genügend, um die positive Stimulation durch den Wasserstoffion endgültig zu verneinen. Es kann möglich sein, daß diese Stimulation gemeinsam mit dem positiven Effekt des Anions existiert.

Zuwüchse von *Helianthus annuus* (60 mm lang).

21° C. 6 Stunden, 20 Hypokotylabschnitte.

H_2O	H_2SO_4 0,01	H_2SO_4 0,001	H_3PO_4 0,01	H_3PO_4 0,001
	tödlich	unschädlich	tödlich	unschädlich
4,9	1,0	8,5	1,0	7,9
100	21	170	21	158

21° C. 9½ Stunden, 13 Hypokotylabschnitte.

H_2O	H_2SO_4 0,01	H_2SO_4 0,0075	H_2SO_4 0,005	HCl 0,01	HCl 0,0075	HCl 0,005
		tödlich			tödlich	
8,2	2,2	3,0	3,6	2,0	3,2	4,6
100	27	37	44	25	39	56

21° C. 18 Stunden, 20 Hypokotylabschnitte.

H_2O	H_2SO_4			H_3PO_4			H_2O
	0,002	0,001	0,0005	0,002	0,001	0,0005	
	tödlich	Absterben	unschädlich	Absterben		unschädlich	
11,6	5,7	11,1	12,6	12,7	14,1	11,8	10,9
10,6	49	95	109	116	129	108	100

Zuwüchse von *Helianthus annuus* (60 mm lang).
Nach 8½ Stunden bei 21° C.
$H_2O = 8{,}5$ u. 8,1 mm = 100.
(Nach Bemess. von 465 Exemplaren.)

Konzentrationen			Konzentrationen		
0,005	0,0025	0,001	0,005	0,0025	0,001
HNO^3			HCl		
1,8	4,3	10,1	2,1	3,9	9,7
tödlich		Absterbezeichen	tödlich		Absterbezeichen
21	51	119	25	46	115
H_2SO_4			$H_2C_2O_4$		
2,6	5,2	9,6	4,7	6,3	13,2
tödlich		Spuren v. Absterben	tödlich		Spuren von Absterben
32	64	118	58	78	163
H_2CrO_4			H_3PO_4		
5,2	8,4	11,0	6,4	11,8	12,1
tödlich	halbtödlich	Absterbezeichen	tödlich	Anfang des Absterbens	Schwache Absterbezeichen
64	104	136	74	139	143

Man kann nicht leugnen, daß das angeführte Ergebnis der vergleichenden Versuche mit all dem oben Gesagten gut übereinstimmt.

Dem möchte ich noch beifügen, daß die sogenannten schwachen Säuren, vom Standpunkte der Dissoziationstheorie aus betrachtet, unschädlicher als die starken sein müssen. Wir sehen dies teilweise an Chrom- und Phosphorsäuren, welche bei der Konzentration 0,0025 N schon fähig sind, das Hypokotylwachstum etwas zu verstärken, ohne die Keimlinge nach 8 $^1/_2$ Stunden vollständig abzutöten. Noch schärfer äußert sich diese Erscheinung, wie die Versuche von Frau Krepisch zeigten, in den Lösungen von Borsäure.

Im Folgenden wird das Gesamtergebnis der sich hierauf beziehenden Beobachtungen angeführt, welches die Unschädlichkeit der Borsäure im Vergleich mit den oben betrachteten Säuren beweist.

H_3BoO_4.

Nach 18 Stunden bei 23° C.

(Nach Bemess. von 1400 Hypokotylabschnitten.)

Konzentrationen	H_2O	0,00005	0,0002	0,0005	0,001	0,01
Zuwüchse	100	99	98	97	95	63

Um die Frage über die Rolle des Wasserstoffions bei der Modifikation des Wachstums der Sonnenblume vollständig klarzulegen, sehe ich mich veranlaßt, bei einigen Versuchen mit verschiedenen Phosphaten zu verweilen.

Die aufmerksame Betrachtung der oben angeführten Versuche mit phosphorsauren Verbindungen weist darauf hin, daß der Effekt der Salze nicht immer mit dem Effekte, welcher durch die entsprechenden Konzentrationen freier Alkalien oder Säuren hervorgerufen wird, zusammenfällt, sondern etwas größer als der letztere ist. Diese Erscheinung ist in Verbindung mit dem Charakter der Dissoziation der phosphorsauren Verbindungen zu bringen. Die Chemie lehrt es, daß der Wasserstoffion in den Lösungen der ungesättigten Phosphate nicht vollständig frei wird, sondern in der Lösung gemeinsam mit den Ionen H_2PO_4 und HPO_4, jedoch in kleineren Mengen, auftritt. Wenn die letzteren ebenso unschädlich sind wie der Ion PO_4, so sind wir berechtigt, vorauszusetzen, daß die Entwicklung der Hypokotyle der Sonnenblume in denjenigen Lösungen der sauren Phosphate, welche dem absoluten Wasserstoffgehalte nach ebenso schädlich wie die entsprechenden

Mengen freier Phosphorsäure sein müßten, normal vor sich gehen werde.

Um diese Voraussetzung zu prüfen, wurden mehrere Kollektivversuche ausgeführt, wobei Natriumphosphate von mir, Kaliumphosphate von Herrn Gezewitsch und Ammoniumphosphate von Herrn Mordowsky untersucht wurden. Die Versuche wurden gleichzeitig angestellt, wobei sie sehr deutlich die relative Unschädlichkeit der Mono- und Biphosphate in den Konzentrationen zeigten, welche, der Wasserstoffmenge nach, die Keimlinge vollständig abtöten könnten. So hemmten die Lösungen von Monophosphaten von 0,003 bis 0,05 N in allen Versuchen nur schwach das Wachstum (NaH_2PO_4) oder verstärkten es sogar (KH_2PO_4 und $NH_4H_2PO_4$). Hier werden die Zahlen nicht angeführt, weil das erhaltene Material in einem besonderen Aufsatze publiziert werden wird. Doch möchte ich einige Resultate einer speziellen Versuchsserie mit den Gemischen von Alkalien und den doppelten Mengen freier Säuren anführen. Diese Versuche sind deshalb interessant, weil hier die Erscheinung der Abschwächung der schädlichen Wirkung des Wasserstoffions in Anwesenheit eines anderen Kations und die oben betrachtete Erscheinung der Keimlingsabtötung durch den Wasserstoffion, wenn er sich in einer tötlichen Konzentration ansammelt, gemeinsam hervortreten.

Die Alkalienmenge, welche zur Säurenlösung zugesetzt wurde, wurde im Verhältnis $1 : {}^2/_3 : {}^1/_3$ reguliert, um in jedem Versuche eine und dieselbe zu untersuchende Konzentration der Mono-, Bi- und Triphosphate zu erhalten. Dementsprechend wurde der Kontrollversuch in freier Alkalie in drei im angegebenen Verhältnis abnehmenden Konzentrationen angestellt, um die selbständige Einwirkung des Kations abschätzen zu können. Zu den erhaltenen Lösungen der drei Phosphate wurde danach noch ein Volum Phosphorsäure zugesetzt, so daß in den Gemischen eine gleiche Menge der PO_4-Ione, jedoch eine ungleiche Wasserstoffmenge (je nach der Menge der Katione) vorhanden waren. Schließlich wurde ein paralleler Versuch mit der Lösung freier Phosphorsäure, die die gleiche Menge von PO_4 wie die Gemische enthielt, angestellt. Für die Untersuchung einer jeden Konzentration der Phosphate wurden die Keimlinge für die Lösungen der Alkali, Säure, Wasser und die Phosphate von einem und demselben Topfe verwendet und alle Kulturen gleichzeitig angestellt, wobei die Zeit für die Anstellung und Bemessung jeder einzelnen Portion in Betracht gezogen wurde.

Aus der Tabelle Seite 52 ersieht man, daß alle Konzentrationen der Triphosphate von 0,01 bis 0,001 N in Anwesenheit der Phosphorsäure unschädlich sind. Das Diphosphat mit Phosphorsäure wird erst bei der Konzentration 0,0025 N und das Monophosphat erst in den Lösungen, welche nicht stärker als 0,001 N sind, unschädlich; bei dieser Konzentration wird auch die Phosphorsäure selbst unschädlich.

Versuche mit Säurenüberschuß von *Helianthus annuus* in Gemischen aus Phosphaten und Phosphorsäure.
Zuwüchse nach 16—17 Stunden bei 19° C; $H_2O = 100$.

Charakter des Kations und die Konzentrat. der Phosphate	Lebensfähigkeit der Keimlinge und Zuwüchse in Lösungen						
	2 H_3PO_4	$ROH^2/_3$	$ROH^1/_3$	ROH	1 H_3PO_4 und R_3PO_4	1 H_3PO_4 und R_2HPO_4	1 H_3PO_4 und RH_2PO_4
NH_4 0,01 N	tödlich 0	tödlich 9	unschädlich 55	121	unschädlich 139	88	tödlich 37
K	tödlich 0	unschädlich 51	55	70	unschädlich 85	20	tödlich 0
NH_4 0,005	tödlich 20	unschädlich 115	125	122	unsch. 122	Abst. 105	tödlich 41
K	tödlich 9	unschädlich 80	82	84	unschädl. 94	15	Absterb. 33
NH_4 0,0025	Absterb. 45	unschädlich 136	116	113	unschädlich 153	137	Absterb. 71
K	Absterb. 32	unschädlich 72	86	98	unschädlich 94	138	Absterb. 84
NH_4 0,001	unschädlich 114	unschädlich 119	108	103	unschädlich 126	132	133
K	unschädlich 120	unschädlich 85	87	92	unschädlich 90	109	129

Die Abschwächung der schädlichen Einwirkung des Wasserstoffions durch die Katione NH_4 und K tritt also sehr deutlich hervor.

Andererseits sehen wir, daß, in Übereinstimmung mit den oben angeführten Regeln der gemeinsamen Wirkung verschiedener Ione, die Triphosphate einen positiven Effekt nur in dem Falle hervorrufen, wenn der Kation in der Lösung in der positiv wirkenden Konzentration verwendet wird, und daß sie stets einen negativen Effekt hervorrufen, wenn der Kation selbst das Wachstum hemmte. Eine Ausnahme von dieser Regel stellen die schwachen Konzentrationen der sauren Salze dar; doch scheint es mir, daß ich der Wahrheit nahe sein würde, wenn ich eine Beziehung dieser Ausnahme zu dem Charakter der Dissoziation der phosphorsauren Verbindungen, bei welcher gemeinsam mit den Ionen K und PO_4 sich auch die Ione H_2PO_4 und HPO_4 ansammeln und ein Molekülteil noch undissoziiert bleibt, voraussetze.

Die Einwirkung verschiedener phosphorsaurer Verbindungen stimmt also mit den von mir festgestellten Gesetzmäßigkeiten gut überein.

IV.

Über die Wirkung der salzartigen Stoffe auf das Wachstum der Pflanzen.

Fortsetzung.

In dem vorhergehenden Aufsatze versuchte ich die drei folgenden Regeln der gemeinsamen Einwirkung der Stoffe auf das Hypokotylwachstum der Sonnenblume festzustellen:

1) In der Lösung aus zwei chemischen Verbindungen, die die Wachstumsenergie zu vergrößern befähigt sind, wird ein summarischer positiver Effekt beobachtet.

2) In der Lösung aus zwei entgegengesetzt wirkenden Stoffen bewirkt die schädliche Verbindung einen hemmenden Effekt der Lösung.

3) In der Lösung aus zwei schädlichen Verbindungen wird eine Wachstumshemmung, entsprechend dem schädlicheren der beiden Stoffe, beobachtet.

Die Regeln wurden empirisch, d. h. auf Grund der Versuchsergebnisse aufgestellt, und früher hauptsächlich als Arbeitshypothesen betrachtet, mit deren Hilfe verschiedene Fälle der Wachstumserscheinungen in den Lösungen chemischer Verbindungen theoretisch vorausgesehen und durch gesetzmäßige Einwirkungen seitens der einzelnen Ione, die diese Lösungen zusammensetzen, erklärt werden konnten.

In dem vorliegenden Aufsatze möchte ich dieselben Regeln in ihrer Beziehung zueinander betrachten und gleichzeitig mit Hilfe neuer Ergänzungsversuche ihre Bedeutung für das Leben der pflanzlichen Zelle klarlegen.

Als ich vor einigen Jahren die Untersuchung der Frage über die Einwirkung der salzartigen Stoffe auf das Wachstum begann, hatte ich keine vollständig bestimmten Anhaltspunkte, welche zur Orientierung in den erhaltenen verschiedenartigen Resultaten hätten mithelfen können. Die Aufgabe der anfänglichen Versuche bestand in einer vergleichenden Untersuchung der Einwirkung verschiedener Stoffe auf den Wachstumsgang, die Zusammenstellung der erhaltenen Ergebnisse erlaubte aber nicht, eine Gesetzmäßigkeit allgemeinen Charakters festzustellen. Die Behandlung der Frage rückte jedoch vorwärts, als ich die Gruppierung verschiedener Stoffe nach ihrer physiologischen Wirkung vornahm und bei der Versuchsanstellung die Verbindungen und die Konzentrationen der Stoffe, welche die Wachstumsenergie der Hypokotyle der Sonnenblume vergrößern oder verkleinern, zu unterscheiden begann.

Die Versuche mit verschiedenen Gemischen aus Stoffen erwähnten Charakters führten eben zur Feststellung der oben angeführten Regeln, mit denen die Mehrzahl der erhaltenen Resultate übereinstimmte, so daß die Möglichheit geschaffen wurde, die Resultate vieler Experimente vorauszusehen.

Das nähere Studium der Versuchsergebnisse führt jedoch zu dem Schlusse, daß der Charakter der positiven und negativen Stoffeinwirkung eine untergeordnete Rolle in der Äußerung der betrachteten Gesetzmäßigkeiten spielt. Es handelt sich darum, daß nur in den Versuchen mit zwei positiv wirkenden Verbindungen gleichstarke Lösungen der Salze zur Verwendung kamen, die Kombinationen der beiden übrigen Typen wurden dagegen gewöhnlich aus Lösungen ungleicher Konzentrationen zubereitet, wobei die eine der Verbindungen in Bezug auf ihre Fähigkeit die Wachstumsenergie der Hypokotyle zu modifizieren, die andere sehr stark übertraf. Das Gesagte bezieht sich nicht nur auf diejenigen Fälle, welche zur Feststellung der dritten Regel dienten, sondern auch auf die Mehrzahl der Versuche mit den Kombinationen entgegengesetzt wirkender Stoffe.

Man kann demnach denken, daß, wenn in den Versuchen mit Gemischen aus zwei Stoffen, die dem einem der Komponenten entsprechenden Effekte beobachtet wurden, dieser Komponent gerade diejenige Verbindung darstellte, welche zugleich auch das aktivste Element des Gemisches war, und daß nur in schwachen (kompensierten) Lösungen beide Salze ihre Wirkung gleichzeitig äußern.

Zu gleichem Schlusse führt auch die Untersuchung der physiologischen Bedeutung der betrachteten Gesetzmäßigkeiten.

In der Tat, man kann leicht zeigen, daß die oben angeführten Regeln drei gänzlich verschiedene Typen der physiologischen Wirkung der gemischten Lösungen bezeichnen.

A priori scheint es am wahrscheinlichsten zu sein, daß in der gemischten Lösung jeder der Komponenten unabhängig von dem anderen einwirken wird, und daß das Gemisch einen Effekt, der der algebraischen Summe der beiden verwendeten Stoffe entspricht, hervorrufen wird. Dieser Voraussetzung entsprachen jedoch nur die Versuche mit schwachen Konzentrationen von zwei positiv wirkenden Verbindungen. In den Gemischen der entgegengesetzt wirkenden Stoffe wurde eine Einwirkung nach einem anderen physiologischen Typus beobachtet: der Effekt der positiv wirkenden Verbindung in der gemischten Lösung wurde unterdrückt, der schädliche Stoff wies die Fähigkeit auf, die Einwirkung des entgegengesetzt wirkenden Komponenten zu neutralisieren, als ob der letztere gänzlich aus der Lösung als ein unlöslicher Niederschlag ausgeschieden wäre. In den Lösungen zweier schädlicher Stoffe wurden gleichfalls die Erscheinungen der Neutralisation beobachtet und wiederum in einer eigentümlichen Modifikation. In diesem Falle wurde unter dem Einflusse des stark wirkenden schädlichen Stoffes der Effekt des anderen, das Wachstum hemmenden Stoffes, unterdrückt; im Gemische wurde also, im Gegensatz zum früher erwähnten Falle (wo der das Wachstum hemmende Stoff die Wirkung der positiven Verbindung gänzlich unterdrückte und die schädliche Wirkung des Gemisches verstärkte), der eine Komponent durch den anderen unschädlich gemacht.

In gemischten Lösungen werden also ungleiche Fälle der Beziehungen der einzelnen Salze zu einander beobachtet; die Neutralisation positiv und negativ wirkender Stoffe findet dagegen gleich leicht statt. Die Voraussetzung, daß irgend eine chemische Verbindung, wenn diese in der Lösung in einer vorherrschenden Menge vorhanden ist, die Fähigkeit besitzt, die Wirkung der übrigen Komponenten des Gemisches zu unterdrücken, gestattet alle Beziehungen der erwähnten physiologisch voneinander verschiedenen Fälle von einem und demselben Standpunkte aus zu betrachten. Man kann nämlich voraussetzen, daß zwei Stoffe nur solange unabhängig voneinander wirken, als diese Stoffe in der Lösung in kompensierten Mengen vorhanden sind; das Vorherrschen des einen Stoffes in der Lösung wird dagegen schon eine allmähliche Unterdrückung des Effekts des anderen, untergeordneten hervorrufen, wobei sowohl das Wachstum positiv stimulierende sowie auch dasselbe hemmende Stoffe vorherrschen können.

Die oben angeführten Regeln der gemeinsamen Wirkung der Stoffe können also als spezielle Fälle dieser allgemeinen Gesetzmäßigkeit betrachtet werden.

Obwohl die Versuchsergebnisse das Gesagte nicht immer bestätigen, weil in einigen Fällen gleiche und sogar schwächere Konzentrationen der angewandten Verbindungen eine vorherrschende Rolle spielten, und die Summierung der einzelnen Effekte auch in Lösungen ungleicher Konzentration beobachtet wurde, scheint es mir jedoch, daß man unter dem Begriff von einem vorherrschenden Stoffe, welcher fähig ist, die Wirkung des anderen, untergeordneten mehr oder minder zu beseitigen, bei der physiologischen Forschung stets nicht ausschließlich die Menge einer jeden Verbindung der angegebenen Konzentration verstehen müßte. Der Grad der physiologischen Wirkung der chemischen Verbindungen wird auch von der Natur jedes einzelnen Stoffes und den Eigenschaften des Plasmas der Pflanze abhängen. In den Versuchen können demnach auch schwache Konzentrationen mancher Stoffe eine vorherrschende Rolle spielen; die kompensierten Lösungen mit einer scharf ausgeprägten Wirkung eines jeden Komponenten können also auch aus verschiedenen Mengen und Konzentrationen eines jeden verwendeten Stoffe zusammengesetzt werden.

Die angeführte unitare Auslegung der Ergebnisse meiner Beobachtungen über die Wirkung der Salze auf das Wachstum kann man sehr leicht der experimentellen Prüfung unterwerfen, wenn man bei der Versuchsanstellung die Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Beziehung der Konzentrationen zueinander und auf die physiologische Wirkung der untersuchten Verbindungen lenkt.

Indem ich zur Beschreibung der neuen Versuche übergehe, möchte ich vor allem bei der Untersuchung der Gemische entgegengesetzt wirkender Stoffe verweilen. Die Kombinationen dieser Art lassen sich am leichtesten eingehend studieren, weil für die Versuche eine große Anzahl verschiedener Verbindungen mit einer scharf ausgeprägten Fähigeit, das Wachstum der Sonnenblume nach der einen oder anderen Richtung zu modifizieren, zur Verfügung stehen. Dieser Umstand gibt die Möglichkeit, Resultate zu erhalten, die in genügendem Grade von den Zufälligkeiten bei der Versuchsanstellung und bei der Bestimmung der Wachstumsenergie unabhängig sind.

Als einen positiv stimulierenden Stoff wählte ich schwefelsaures Ammonium, welches in Konzentrationen von 0,001—0,01 normaler einvalentiger Lösung fähig ist, die Wachstumsenergie im Vergleich mit dem Wachstum in der parallel angestellten Wasserkultur um 20—40 % zu vergrößern. Für einige Versuche wurden außerdem NH_4Cl, NH_4CNS und KCl in Lösungen verschiedener Konzentrationen verwendet. Von den das Wachstum hemmenden Salzen wurden eingehend $MgCl_2$, $Ni(NO_3)_2$, $LiNO_3$, KNO_3, NaCl, $ZnCl_2$ und $CoCl_2$ in verschiedenen Konzentrationen untersucht; außerdem wurden Ergänzungsversuche mit Lösungen von $BaCl_2$, $Ba(NO_3)_2$ und KCl angestellt.

Bei der Versuchsanstellung wurde die Bedingung der Methodengleichheit nicht nur in den Grenzen der vergleichenden Kulturen eines jeden Versuches, sondern auch in den Versuchen der ganzen zu beschreibenden Untersuchungsserie nach Möglichkeit streng erfüllt. Aus diesem Grunde wurde die sorgfältigste Aufmerksamkeit auf die Gleichartigkeit der Einpflanzung und Erziehung der jungen Keimlinge der Sonnenblume, welche zu den Versuchen dienten, gerichtet. Das Keimen fand in flachen Töpfen aus ungebranntem Ton in grobem gewaschenem Sand und im dunklen Zimmer mit einer beständigen Temperatur von ungefähr 20° C statt. In jeden Topf auf eingestampften Sand wurden gewöhnlich 800—900 ausgewählte, gleichzeitig eingekaufte Samen eingepflanzt. Die dichte Einpflanzung der Samen mit dem spitzigen Ende nach unten, und die regelmäßige alltägliche Begießung garantierte eine gleichzeitige Aufkeimung und gleichmäßige Entwicklung der Keimlinge. Zur Kultur dienten ausgewählte Exemplare im Alter von sieben Tagen; von diesen Exemplaren wurden die Hypokotyle mit den Kotyledonen genommen, deren Länge genau 60 mm, von der Krümmung bei den Kotyledonen nach unten bis zur Schnittfläche bemessen, betrug. Die erhaltenen Hypokotylabschnitte wurden gewöhnlich in Portionen zu je 22 Exemplaren in flache Porzellankuvetten, deren Dimensionen gleich $3 \times 12 \times 15$ cm und Volum gleich 350 ccm waren, gebracht.

Für einen jeden Versuch wurden stets vier einfache oder doppelte Kulturen angestellt: 1) Wasser; 2) das positiv wirkende Salz; 3) das Wachstum hemmende Salz und 4) das Gemisch aus beiden Salzen. Die Kulturen mit den Hypokotylabschnitten wurden in den Lösungen bei 20° C während 12—22 Stunden gehalten, wonach die Keimlinge mit Hilfe eines am Tische befestigten Linienstahles, der bis 0,5 mm geteilt war, bemessen wurde. Für 22 Keimlinge jeder Portion wurden gewöhnlich 200 ccm Salzlösung verwendet. Die Lösungen der Konzentration von 0,05 oder 0,1 N wurden vorher zubereitet und in geschlossenen Gefäßen, die mit Büretten verbunden waren, aufbewahrt. Die Büretten gestatteten ohne Hindernisse rasch und genau Lösungen einer beliebigen schwachen Konzentration zu bereiten, die in der zur Kultur verwendeten Lösung eine genau bestimmte Salzmenge enthielten.

Auf 22 gleichgroße Keimlingabschnitte kam also bei 20° C 200 ccm Lösung, wobei die einfachen Lösungen beider Salze diejenige Menge (Milligramm) des untersuchten Stoffes enthielten, welche auch in der parallelen gemischten Lösung vorhanden war. Die Kultur der Keimlinge in den Versuchen wurde nach Möglichkeit gleichdauernd ausgeführt, doch wurde die Erfüllung dieser Bedingung manchmal durch meine Dienstpflicht gestört .und mußte man öfters den Versuch auch absichtlich entweder beschleunigen oder verlangsamen, weil andernfalls die Keimlinge in einigen Lösungen abstarben oder zu stark die Salze aufnahmen; andrerseits waren auch die Zuwüchse nicht genügend groß usw.

Das Bestreben, die Bestimmung der Wachstumsenergie nach Möglichkeit genauer auszuführen und eine möglichst große Anzahl einzelner Experimente miteinander vergleichbar zu machen, wurde durch die Notwendigkeit einer mathematischen Verarbeitung des erhaltenen Materials hervorgerufen. Es handelt sich darum, daß, wenn die beiden Stoffe in der gemischten Lösung fähig wären, eine selbständige Wirkung mit der gleichen Energie, die der gegebenen Menge der Stoffe in der einfachen Lösung entspricht, auszuüben, man nach dem Wachstumsgange in einfachen Lösungen beider Stoffe die Wachstumsenergie im Gemische dieser Stoffe theoretisch berechnen könnte.

Setzen wir voraus, daß wir es mit entgegengesetzt wirkenden Stoffen zu tun haben, von denen der eine (a) eine Erhöhung der Wachstumsenergie im Vergleich mit dem Wachstum im Wasser um 35%, und der andere (b) eine Wachstumshemmung um 40% hervorzurufen vermag. Wenn die beiden Stoffe im Gemische unabhängig voneinander und nacheinander wirken, so wird die Wachstumsenergie im Wasser, in einfachen Lösungen und im Gemische folgendermaßen ausgedrückt:

$$H_2O = 100;\ a = 135;\ b = 60;\ a - b = 81.$$

Die Methode der Berechnung der Wachstumsenergie für a und b ist ohne jegliche Erklärung begreiflich; in den Versuchen werden wir in Bezug auf einfache Lösungen stets die Ergebnisse direkter Messungen benutzen, welche im Vergleich mit dem Zuwachs im Wasser (100) durch Prozente ausgedrückt werden. Die Berechnung der theoretischen Größe des Zuwachses für das Gemisch wird ebenso begreiflich, wenn wir darauf hinweisen, daß der Zuwachs, welcher nach der Wirkung des einen Stoffes erhalten wird (135 oder 60), entsprechend der Wirkung des anderen Stoffes umgerechnet werden muß, d. h. entweder um 40% verkleinert (wenn der zweite Stoff das Wachstum hemmte), oder um 35% vergrößert (falls als zweiter Komponent ein positiv stimulierender Stoff verwendet wird). Die beiden Methoden der Berechnung geben die gleichen Größen des theoretischen Zuwachses im Gemisch, wie es aus dem Folgenden zu ersehen ist:

$$1)\ a - b = 135 - \frac{135 \times 40}{100} = 81$$

$$2)\ b + a = 60 + \frac{60 \times 35}{100} = 81$$

Die Zusammenstellung der theoretischen Zuwüchse, welche nach der erwähnten Methode berechnet werden, mit den tatsächlichen faktischen Zuwüchsen, welche in den Versuchen auf dem Wege direkter Bemessungen der Pflanzen aus der gemischten Lösung erhalten werden, erleichtert bedeutend das Verständnis für die Ergebnisse eines jeden Experimentes.

Die gemischten Lösungen aus entgegengesetzt wirkenden Stoffen müssen in Übereinstimmung mit der zweiten der von mir aufgestellten Regeln eine Wachstumshemmung entsprechend dem hemmenden Effekte des schädlichen Komponenten hervorrufen. Wie früher auseinandergesetzt wurde, begegnen wir hier der Erscheinung der Wechselwirkung zwischen den Elementen des Gemisches, wobei der negativ wirkende Stoff die Fähigkeit besitzen muß, den Effekt des positiven Elementes der Lösung zu neutralisieren, wenn er in einer physiologisch vorherrschenden Konzentration vorhanden ist. Im Gegenteil, wenn der positiv stimulierende Stoff vorherrschen würde, so könnte man erwarten, daß die Erscheinung der entgegengesetzten Regel folgen wird: Gemische werden einen Effekt aufweisen, welcher dem einen positiven Komponenten entspricht, und die Wirkung des hemmenden Stoffes wird neutralisiert werden.

In beiden Fällen muß ein scharfes Auseinandergehen der Größen der tatsächlichen Zuwüchse im Gemische und der theoretischen Zuwüchse beobachtet werden, weil bei der Berechnung der letzteren die Wirkung der beiden Lösungskomponenten beachtet wurde. Die Unterschiede zwischen den Zuwüchsen erster und zweiter Art werden aber ihre Größe und ihr Vorzeichen allmählich verändern entsprechend dem Übergang der Vorherrschaft, je nach dem Wechsel der Lösungen von dem positiven Stoffe zum hemmenden. In den Übergangsfällen, d. h. für alle mehr oder minder kompensierten Gemische beider Stoffe, sind wir berechtigt, ein nahes Zusammentreffen der tatsächlichen Zuwüchse mit den theoretischen zu erwarten. Dies ist auch begreiflich, weil dem Sinne der oben angeführten Betrachtungen nach die beiden Stoffe in den kompensierten Lösungen die Möglichkeit besitzen, ihren spezifischen Einfluß auf die Keimlinge auszuüben.

Die arithmetischen Unterschiede zwischen den tatsächlichen und berechneten Zuwüchsen im Gemische können also als Anzeiger der Wechselwirkung zwischen den Bestandteilen der Lösung dienen, wenn die von mir entwickelten Betrachtungen der Wahrheit entsprechen.

In der Tat bestätigen die Versuche die Richtigkeit der oben angeführten Voraussetzungen vortrefflich. Demnach führe ich in den Tabellen, welche die erhaltenen Ergebnisse enthalten, gleichzeitig mit den absoluten und relativen Zuwachsgrößen auch die Größen der theoretisch berechneten Zuwüchse und die arithmetischen Unterschiede zwischen den tatsächlichen und theoretischen Zuwüchsen im Gemische an. Um die erhaltenen Versuchsergebnisse übersichtlich zu machen, teile ich außerdem in den Tabellen die arithmetischen Unterschiede zwischen den Zuwüchsen in den Gemischen und in der das Wachstum hemmenden Lösung mit. Diese Unterschiede, in Millimetern ausgedrückt, dürfen nicht größer als die unvermeidlichen Fehler, welche bei der Wachstumsbestimmung gemacht werden, sein, in dem Falle, wenn der hemmende Stoff in der Lösung vorherrschend ist und die Erscheinung der zweiten zu prüfenden Regel entspricht. Ich wies aber darauf hin, daß die Abweichungen von dieser Regel desto bedeutender sein können, je energischer der andere positive Komponent des Gemisches seine Wirkung ausübt. Wir können also erwarten, daß die betrachteten Abweichungen in demjenigen Momente durch die größten Zahlen ihren Ausdruck finden, wo, wie früher erwähnt, unter dem Einfluß des neuen vorherrschenden Stoffes sich eine Nichtübereinstimmung der theoretischen und mit den tatsächlichen Zuwüchsen scharf ausprägt.

Die Richtigkeit all der früher gemachten Voraussetzungen und Hinweise wird so vollständig durch die angeführten Tabellen (siehe Tabellen 1—8, Seite 60—63), wo die Versuchsergebnisse mit entgegengesetzt wirkenden Stoffen zusammengestellt sind, bestätigt, daß es nur übrig bleibt, einige Worte in Bezug auf die spezifischen Eigentümlichkeiten der Wirkung mancher Salze hinzuzufügen.

Von den zehn geprüften Salzen, welche ganz zufällig ohne eine besondere Auswahl angewandt wurden, begegnen wir keinem einzigen, welches im Gemische mit kleineren Mengen von schwefelsaurem Ammonium nicht unserer zweiten Regel der gemeinsamen Stoffeinwirkung auf das Wachstum folgte, während sich dieselben Salze in einfachen Lösungen in ihrem Einflusse auf die Pflanze scharf voneinander unterschieden. Außerdem erwiesen sich all die geprüften Stoffe als gleich fähig, den Effekt des schwefelsauren Ammoniums gänzlich zu neutralisieren, sobald ihre Konzentrationen die Konzentration des positiv stimulierenden Stoffes 10—15 Mal übertrafen (siehe die Tabellen Seite 59—62).

Wenn sich auch einige Unterschiede in den Beziehungen derjenigen Konzentrationen zueinander, welche die Vorherrschaft des einen Stoffes bedingen, beobachten ließen, so waren dieselben doch sehr unbedeutend. So fiel $MgCl_2$ unter den anderen Salzen durch seine Fähigkeit etwas auf, die Wirkung des schwefelsauren Ammoniums zu neutralisieren; dieses letztere blieb dagegen ziemlich fest in seiner selbständigen Wirkung gegen die Angriffe von $ZnCl_2$. Andererseits konnte $(NH_4)_2SO_4$ in relativ schwachen Lösungen den Effekt von NaCl und KNO_3 unterdrücken, während $LiNO_3$, $Ni(NO_3)_2$ und andere Salze nur bei größeren Konzentrationen des schwefelsauren Ammoniums nachgaben.

Tabelle I. Chlormagnesium.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100	$(NH_4)_2SO_4$			$MgCl_2$			$(NH_4)_2SO_4$ u. $MgCl_2$		Abweichungen von der Regel, mm	Unterschiede zw. tatsächl. u. theoret. Zuwüchsen, %	Theoretischer Zuwachs im Gemisch, %
		mm	Konzentrat.	mm	%	Konzentrat.	mm	%	mm	%			
1	13½	15,6	0,01	19,9	127	0,0025	13,6	87	19,3	123	+ 5,7	+ 13	110
2	14	15,9		20,9	131		14,2	89	19,7	123	+ 5,5	+ 7	116
3	22	20,6	0,0025	25,0	122	0,0025	17,1	83	20,8	101	+ 3,7	+ 8	101
4	16	22,0		26,2	131		14,0	70	19,6	98	+ 5,6	+ 6	92
5	13½	15,6		18,7	119		13,6	87	16,4	105	+ 2,8	+ 1	104
6	14	15,9		20,0	125		14,2	89	16,7	105	+ 2,5	— 6	111
7	12	13,4		17,3	129	0,005	11,5	86	13,6	101	+ 2,1	— 10	111
8	13	14,5		18,0	124		11,7	81	13,9	96	+ 2,2	— 4	100
9	16	22,0		26,2	131	0,0075	14,2	71	16,7	83	+ 2,5	— 9	92
10	14	18,5		23,4	127	0,01	15,5	84	16,0	86	+ 0,5	— 21	107
11	14	15,0		21,2	141	0,010	12,4	83	13,0	86	+ 0,6	— 31	117
12	16	22,0		26,2	131	0,015	13,3	67	14,4	70	+ 0,1	— 18	88
13	14	17,5		22,7	130	0,025	12,0	68	12,0	68	+ 0,0	— 20	88

Tabelle II. Chlormagnesium.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O =1.00	$(NH_4)_2SO_4$			$MgCl_2$			$(NH_4)_2SO_4$ u. $MgCl_2$		Abweichungen von der Regel, mm	Unterschiede zw. tatsächl. u. theoret. Zuwüchsen, %	Theoretischer Zuwachs im Gemisch, %
		mm	Konzentrat.	mm	%	Konzentrat.	mm	%	mm	%			
14	13	14,5	0,01	20,0	138	0,005	11,7	81	15,8	109	+ 4,1	— 3	112
15	14	18,5		24,3	131		15,9	92	21,2	114	+ 4,3	— 7	121
16	13	14,5	0,005	19,0	131	0,005	11,7	81	14,4	100	+ 2,4	— 6	106
17	14	18,5		23,8	129		16,9	92	17,4	94	+ 0,5	— 25	119
18	14	18,5	0,01	24,3	131	0,01	15,5	84	16,8	92	+ 1,3	— 18	110
19	14	18,5	0,005	23,8	129		15,5	84	16,0	86	+ 0,5	— 22	108
20	20	20,1	0, 0025	28,6	143	0,0025	17,9	89	22,1	110	+ 4,2	— 17	127
21	14	18,5		23,4	127	0,005	16,9	92	17,1	93	+ 0,2	— 24	117
22	20	15,0	0, 0025	21,2	141	0,01	12,4	83	13,0	86	+ 0,6	— 41	117
23	16	22,0		26,2	131	0,025	14,0	70	12,9	64	— 1,1	— 28	92
24	20	19,6	NH_4CNS 0,005	21,7	111	0,005	17,1	87	15,8	81	— 1,3	— 15	96
25	14	15,1		18,0	120		13,8	92	13 4	90	- 0,4	— 20	110
26	20	19,0		21,6	114		17,0	88	15,0	79	— 2,0	— 21	100

Tabelle III. Chlorbarium und salpetersaures Barium.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$HO_2 = 100$ mm	Positives Salz			Negatives Salz			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Unterschiede zw. theor. u. tatsächl. Zuwüchsen, %	Theor. Zuwachs im Gemisch, %
			Stoff u. Konzentration	mm	%	Stoff u. Konzentration	mm	%	mm	%			
27	22	20,6	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0025	25,0	122	$BaCl_2$ 0,0025	9,3	45	Bodensatz 23,9	116	Bodensatz + 14,6	Bodensatz + 61	55
28	20	20,0		28,6	145		12,5	63	28,5	142	+ 16,0	+ 52	90
29	21	14,5	NH_4CNS 0,001	17,7	122	$Ba(NO_3)_2$ 0,001	9,7	67	13,6	94	+ 3,9	+ 8	82
30	14	13,1		14,6	112		8,9	68	13,2	101	+ 4,3	+ 25	76
31	14	13,1	KCl 0,0005	14,1	108	$Ba(NO_3)_2$ 0,001	8,9	68	8,7	67	— 0,2	— 7	74
32	21	14,5		16,1	111		9,7	67	10,6	73	+ 0,9	— 0	73
33	15	11,4	NH_2Cl 0,002	15,0	131	$Ba(NO_3)_2$ 0,002	7,8	70	10,3	90	+ 2,5	— 2	92
34	13	13,2	NH_4CNS 0,002	14,7	112		8,6	66	8,8	67	+ 0,2	— 7	74
35	13	14,2		16,5	116		10,0	70	11,4	80	+ 1,4	— 1	81
36	13	13,2	0,002	14,7	112	$BaCl_2$ 0,002	4,8	70	10,0	76	+ 0,7	— 2	78
37	14	12,8	NH_4CNS 0,0025	15,8	124	0,0025	7,0	66	10,0	78	+ 1,5	— 4	82
38	14	12,8		15,8	124	0,0075	8,5	55	7,5	58	+ 0,5	— 10	68
39	14	12,8		15,8	124	0,015	9,3	38	5,4	42	+ 0,6	— 5	47

Tabelle IV. Chlorkobald und Chlorkalium.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4$			Negatives Salz			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Unterschiede zw. theor. u. tatsächl. Zuwüchsen, %	Theor. Zuwachs im Gemisch, %
			Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
						$CoCl_2$							
40	13½	15,5	0.0025	20,7	134	0,0025	11,0	71	16,5	107	+ 5,5	+ 12	95
41	20	20,0		28,6	143		11,6	58	21,7	108	+ 10,1	+ 25	83
42	14	15,1	NH_4CNS 0.005	18.0	120	0,005	8,9	59	13,0	86	+ 4,1	+ 15	71
43	20	19,6		21,7	111		10,5	53	15,3	79	+ 4,8	+ 20	59
44	12	13,4	0,0025	17,3	129	0,005	8,7	64	12,3	92	+ 3,6	+ 9	83
45	14	15,7		20,1	128	0,01	9,4	60	11,6	74	+ 2,2	— 3	77
46	13½	15,5		20,7	134		8,0	52	10,0	64	+ 2,0	— 6	70
						KCl							
47	22	20,6	0,0025	25,0	122	0,0025	18,9	92	26,2	127	+ 7,3	+ 15	112
48	12	13,4		17,3	129	0,005	13,3	99	16,7	124	+ 3,4	— 4	128
49	13½	15,5		20,7	134	0,025	13,5	87	14,3	92	+ 0,8	— 24	116
50	13½	15,5		20,7	134	0,05	10,7	69	11,9	77	+ 1,2	— 15	92

Tabelle V. Salpetersaures Nicel.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100 mm	$(NH_4)_2SO_4$ Konzentrationen	$(NH_4)_2SO_4$ mm	$(NH_4)_2SO_4$ %	$Ni(NO_3)_2$ Konzentrationen	$Ni(NO_3)_2$ mm	$Ni(NO_3)_2$ %	$(NH_4)_2SO_4$ u. $Ni(NO_3)_2$ mm	$(NH_4)_2SO_4$ u. $Ni(NO_3)_2$ %	Abweichungen von der Regel, mm	Unterschiede zw. tatsächl. u. theoret. Zuwüchsen, %	Theoretischer Zuwachs im Gemisch, %
51	15	18,0	0,0025	23,4	130	0,001	11,8	65	17,5	97	+ 5,7	+ 13	84
52	15	15,5		19,7	127	0,0025	7,7	49	12,8	83	+ 5,1	+ 21	62
53	16	18,3		22,5	123		9,0	49	13,4	73	+ 4,4	+ 14	59
54	15	13,8		19,1	139		6,0	43	11,6	84	+ 5,6	+ 24	60
55	15	15,5		19,9	129		7,0	45	11,3	73	+ 4,3	+ 15	58
56	12	13,4		17,3	129	0,005	7,0	52	9,2	68	+ 2,2	+ 1	67
57	16	15,5		19,7	127	0,0075	5,2	33	6,3	40	+ 1,1	— 2	42
58	15	13,8		19,1	139		5,0	36	6,3	46	+ 1,3	— 4	50
59	15	15,5		19,9	129		5,4	35	7,5	49	+ 2,1	+ 4	45
60	15	13,8		19,1	139	0,015	3,8	28	3,8	28	+ 0,0	— 11	39
61	15	15,5		19,9	129		5,0	32	5,0	32	+ 0,0	— 9	41
62	16	15,5		19,7	127	0,025	3,6	23	3,6	23	+ 0,0	— 10	33
63	20	19,6	NH_4CNS 0,005	21,7	111	0,005	8,0	41	11,6	60	+ 3,6	+ 14	46

Tabelle VI. Salpetersaures Litium.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100 mm	$(NH_4)_2SO_4$ Konzentrationen	$(NH_4)_2SO_4$ mm	$(NH_4)_2SO_4$ %	$LiNO_3$ Konzentrationen	$LiNO_3$ mm	$LiNO_3$ %	$(NH_4)_2SO_4$ $LiNO_3$ mm	$(NH_4)_2SO_4$ $LiNO_3$ %	Abweichungen von der Regel, mm	Unterschiede zw. tatsächl. u. theoret. Zuwüchsen, %	Theoretischer Zuwachs im Gemisch, %
64	13	15,7	0,01	20,6	131	0,0025	14,8	94	19,3	123	+ 4,5	+ 0	123
65	13½	16,8		21,0	125		15,2	90	19,4	116	+ 4,2	+ 4	112
66	16	18,3	0,0025	22,5	123	0,0025	14,8	81	21,6	118	+ 6,8	+ 18	100
67	16	17,5		22,1	126		15,7	90	20,6	117	+ 4,9	+ 4	113
68	12	13,4		17,3	129	0,005	11,4	85	15,6	115	+ 4,2	+ 5	110
69	16	17,5		22,1	126	0,0075	14,0	80	19,0	108	+ 5,0	+ 7	101
70	20	15,0		21,2	141	0,01	11,1	74	16,1	107	+ 5,0	+ 3	104
71	16	17,5		22,1	126	0,015	11,6	66	15,2	87	+ 3,6	+ 4	83
72	16	17,5		22,1	126	0,025	10,1	58	13,0	74	+ 2,9	+ 1	73
73	14	17,5		22,7	130		9,6	56	12,3	70	+ 2,7	— 3	73
74	13	15,7		18,9	120	0,05	6,4	41	6,8	43	+ 0,4	— 6	49
75	13½	16,8		19,2	114		6,9	41	7,4	44	+ 0,5	— 3	47

Tabelle VII. Zinkchlorid.

No. d. Versushe nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4$			$ZnCl_2$			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Unterschiede zw. theor. u. tatsächl. Zuwüchsen, %	Theor. Zuwachs im Gemisch, %
			Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
76	14	14,5	0,01	20,0	138	0,001	12,2	84	15,0	103	+ 2,8	— 13	116
77	14	14,5	0,005	19,0	131		12,2	84	16,1	111	+ 3,9	+ 1	110
78	14	14,5	0,0025	18,0	124		12,2	84	16,3	112	+ 4,1	+ 8	104
79	20	15,0		21,2	141	0,0025	10,9	73	15,0	100	+ 4,1	— 3	103
80	15	16,0		19,7	124		11,5	72	14,6	92	+ 3,1	+ 3	89
81	14	16,0		20,5	128		10,4	65	14,6	91	+ 4,2	+ 8	83
82	15	16,0		19,7	124	0,05	10,0	63	12,5	78	+ 2,5	+ 1	77
83	14	16,0		20,5	128		9,2	58	11,6	72	+ 2,4	— 2	74
84	15	17,5		22,7	130	0,01	9,6	56	12,3	70	+ 2,7	— 3	73
85	15	16,0		19,7	124		8,6	54	10,0	63	+ 1,4	— 4	67
86	14	16,0		20,5	128		8,2	52	9,6	60	+ 1,4	— 6	66

Tabelle VIII. Chlornatrium und salpetersaures Kalium.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4$			NaCl und KNO_3			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Unterschiede zw. theor. u. tatsächl. Zuwüchsen, %	Theor. Zuwachs im Gemisch, %
			Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
						NaCl							
87	16	12,9	0,0025	17,7	138	0,0025	11,5	89	16,7	129	+ 5,2	+ 6	123
88	16	18,0		21,9	122	0,005	15,4	86	21,7	121	+ 6,3	+ 16	105
89	22	18,5		22,7	130	0,025	11,6	66	13,1	75	+ 1,5	— 11	86
90	20	15,0		21,2	141		11,3	75	12,3	82	+ 1,0	— 24	106
91	16	18,0		21,9	122		12,2	68	13,2	73	+ 1,0	— 10	83
92	16	18,0		21,9	122	0,0375	9,8	55	14,4	58	+ 0,6	— 9	67
93	16	18,0		21,9	122	0,05	7,6	42	7,0	39	— 0,4	— 12	51
						KNO_3							
94	14	18,0	0,0025	22,8	127	0,0025	18,0	100	22,7	127	+ 4,7	+ 0	127
95	$15^1/_2$	18,3		22,5	123		17,8	93	22,6	124	+ 4,8	+ 10	114
96	14	18,0		22,8	127	0,015	13,9	77	16,2	90	+ 2,3	— 8	98
97	14	18,0		22,8	127	0,025	14,2	79	13,8	76	— 0,4	— 24	100
98	14	18,0		22,8	127	0,0375	12,3	68	11,1	62	— 1,1	— 24	86
99	14	18,0		22,8	127	0,05	10,0	55	9,9	54	— 0,1	— 16	70

Mir scheint es, daß die Unterschiede der erwähnten Art zu unwesentlich sind, um eingehender behandelt zu werden.

Jetzt gehe ich zu einigen Hinweisen inbezug auf die erste Regel der gemeinsamen Stoffwirkung über, d. h. zur Frage über die Lösungen, welche aus zwei das Wachstum positiv stimulierenden Stoffen zusammengesetzt werden.

Bei den vorherigen Besprechungen wies ich schon darauf hin, daß die in den Versuchen beobachtete Summierung der positiven Effekte sich ihrem Wesen nach nicht von dem Falle der Wirkung der entgegengesetzten Stoffe unterscheiden wird, wo die Gemische aus physiologisch gleichwertigen Mengen beider Stoffe zusammengesetzt werden. In der Tat kann man in den Tafeln der Versuche mit entgegengesetzten Stoffen eine Menge von Beispielen finden, wo die beiden Stoffe des Gemisches bei der Gleichartigkeit der Konzentrationen der einzelnen Komponenten unabhängig voneinander und mit der ihnen entsprechenden Energie wirkten, so daß die tatsächlichen Zuwüchse im Gemisch mit den theoretischen gut übereinstimmten. Ich sehe keinen Grund, warum zwei positiv wirkende Stoffe einem anderen Gesetze zu folgen brauchen, falls sie in der Lösung in mehr oder minder kompensierten Mengen vorhanden sind. Inzwischen ist man gezwungen, in den Versuchen mit stimulierenden Stoffen dieser Art gleich starke Konzentrationen beider Stoffe anzuwenden, weil nur bei solchen Konzentrationen eine bedeutende Vergrößerung der Wachstumsenergie der Sonnenblume beobachtet wird. Überhaupt sei darauf hingewiesen, daß es mir trotz der großen Anzahl der untersuchten Stoffe gelang, nur sehr wenige chemische Verbindungen aufzufinden, deren Lösungen die Fähigkeit besaßen, die Wachstumsenergie der Hypokotylen der Sonnenblume jäh zu erhöhen. Bei einer sehr starken Verdünnung stellen wahrscheinlich die Salze vieler Metalle Erreger des Wachstums dar; die Arbeit mit solchen Lösungen ist jedoch für einen vorsichtigen Forscher wenig anziehend: die erhaltenen positiven Effekte waren stets zu unbedeutend, als daß man mit ihnen ohne Besorgnisse inbezug auf die Sicherheit der Resultate operieren könnte.

Als besonders energisch wirkende Erreger des Wachstums erwiesen sich freie Säuren, Ätzammoniak und die Ammoniaksalze sämtlicher Säuren. Eine positive Wirkung wurde auch bei einigen Kaliumsalzen beobachtet; sie war jedoch nur sehr schwach. Die Auswahl der für die Versuche passenden Stoffe war also außerordentlich beschränkt und zwar deshalb, weil die Pflanzen eine ungemein große Empfindlichkeit gegen erhöhte Konzentrationen aller angeführten Salze aufwiesen. Die Säuren töteten die Keimlinge schon in Lösungen von ungefähr 0,001 N Konzentrationen sehr schnell; das Ätzammoniak und einige Ammoniaksalze riefen, in höheren Konzentrationen als 0,005 N angewandt, eine derartig große Erhöhung des Turgordrucks in den Zellen hervor, daß die Hypokotyle durch Querspalten in viele Teile zerrissen wurden, weshalb das Wachstum der Mehrzahl der Zellen aufhörte. Die Kaliumsalze begannen schon in Konzentrationen von 0,002—3 N die Entwickelung der Hypokotyle zu hemmen. Außerdem erhöhten freie Säuren und ammoniakalische Salze, sogar in sehr kleinen Mengen angewandt, die Wachstumsenergie so stark, daß die Fähigkeit der Zellen, ihre Dimensionen zu vergrößern, dem Anschein nach gänzlich versagte. In den Gemischen der Säuren wurde daher nur eine sehr schwache Summierung der Effekte beobachtet und die Gemische der anderen Verbindungen ergaben nicht immer in genügendem Grade genaue Resultate.

Jedenfalls stehen die neuen Versuche mit den gemischten Lösungen der positiv wirkenden Stoffe durchaus nicht im Widerspruch mit den früher beschriebenen und bestätigen, im Gegenteil die Richtigkeit der ausgesprochenen Voraussetzungen. Dieses erhellt ohne weitere Erklärungen aus der Tabelle IX, in welcher die neuen Experimente mit positiv wirkenden Stoffen zusammengestellt sind. Wir ersehen hier, daß die Gemische stets einen positiven Effekt hervorrufen, der nicht selten der Summe der Effekte der einzelnen Komponenten der Lösung entspricht.

Die Versuche mit den Gemischen freier Säuren, welche in der Tabelle X zusammengestellt sind, demonstrieren die Regel der Effektsummierung nicht so klar. Dieser Umstand muß ganz auf Kosten derjenigen Schwierigkeiten gesetzt werden, denen der Experimentator bei der Arbeit mit Säurenlösungen begegnet. Die Gemische der Säuren entsprechen ihrer Zusammensetzung nach durchaus nicht den einfachen Lösungen derselben, weil sich in ihnen eine doppelte Menge der Wasserstoffione ansammelt, welche eben ein schnelles Absterben der Keimlinge hervorrufen. Außerdem erhöhen, wie früher erwähnt, sogar sehr schwache Lösungen freier Säuren die Wachstumsenergie der Hypokotyle so energisch, daß die doppelte Menge des reizenden Stoffes schon keinen entsprechenden Effekt hervorzurufen vermag. In allen geprüften Kombinationen zweier Säuren erschienen die Absterbezeichen bei der Pflanze in der Kultur schon nach einigen Stunden, während in dieser Zeit auch in einfachen Lösungen die Erhöhung der Wachstumsenergie 35—40 % erreichte. Dabei ist es gar nicht überraschend, daß man in den Gemischen der Säuren nur etwas größere Effekte der Reizung als in den einfachen Lösungen erhalten konnte. Die angeführten Versuche mit Säuren sind außerdem auch deshalb interessant. weil wir in ihnen in Übereinstimmung mit den Versuchen meines vorhergehenden Aufsatzes für die starken Säuren von neuem einen und denselben Effekt beobachteten, und dieses nicht nur in einfachen, sondern auch in gemischten Lösungen. Diese Beobachtung könnte ich auch durch viele andere Versuche bestätigen. Sie scheint mir für die Beantwortung der Frage über diejenigen Agentien wichtig zu sein, welche die Wirkung jeder gegebenen einfachen oder gemischten Lösung der Salze bestimmen. Früher beschrieb ich eine große Anzahl von Versuchen, mit deren Hilfe ich nachzuweisen versuchte, daß die Wirkung der Stoffe auf die Wirkung der dieselben zusammensetzenden Ionen, welche sich in solchen Beziehungen zueinander befinden, wie die Komponenten der Lösung zweier Salze, zurückgeführt werden kann. Das allgemeine Gesetz dieser Beziehungen scheint mir durch die neuen Versuche mit genügender Bestimmtheit erhellt zu sein und werde ich später noch Gelegenheit haben, es durch andere nicht minder überzeugende Experimente zu demonstrieren. Die Anwendung dieses Gesetzes auf die Wirkung der einzelnen Ionen läßt sich nicht so leicht auf experimentellem Wege prüfen, weil wir keine physische Möglichkeit haben, Lösungen zu erhalten, welche Ionen einer und derselben Ladung enthalten.

Tabelle IX.

Gemische der positiv wirkenden Stoffe.

a) 15 Stunden; $H_2O = 11,4$ mm.

NH_4Cl 0,002	KH_2PO_4 0,001	NH_4Cl KH_2PO_4
15,0	11,4	14,7
131	100	129

b) 20 Stunden; $H_2O = 20,0$ mm.

KCL 0,0025	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0025	KCL $(NH_4)_2SO_4$
22,6	28,6	29,7
113	143	148

c) 13 Stunden; $H_2O = 17,0$ mm.

NH_4CHS 0,001	KNO_3 0,001	NH_4CNS KNO_3
19,3	17,9	20,7
114	105	121

d) 14 Stunden; $H_2O = 13,1$ mm.

KCL 0,0005	NH_4CNS 0,001	KCL NH_4CNS
14,1	14,6	16,2
108	112	124

e) 21 Stunden; $H_2O = 14,5$ mm.

NH_4CNS 0,001	KH_2PO_4 0,001	NH_4CNS KH_2PO_4
17,7	15,0	17,4
122	100	120

f) 14 Stunden; $H_2O = 13,1$ mm.

NH_4CNS 0,001	KH_2PO_4 0,001	NH_4CNS KH_2PO_4
14,6	13,4	15,7
112	102	120

g) 14 Stunden; $H_2O = 13,1$ mm.

KCL 0,0005	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0005	KCL $(NH_4)_2SO_4$
14,1	15,7	16,6
108	120	127

h) 21 Stunden; $H_2O = 14,5$ mm.

NH_4CNS 0,001	KCL 0,0005	NH_4CNS KCL
17,7	16,1	16,2
122	111	112

Wir sind also gezwungen, uns auf indirekte Beweise zu beschränken. Einer dieser Beweise kann eben auf die Fähigkeit schwacher Säuren in äquimolekularen Lösungen eine gleiche Wachstumserhöhung der Sonnenblume unter dem Einfluß der Anionen hervorzurufen, basiert werden.

In der Tat, wenn die Anionen starker Säuren einen und denselben Effekt ergeben, so werden auch die äquimolekularen Lösungen der Ammoniaksalze derselben Säuren, da sie eine gleiche Menge gleichstarker Anionen enthalten, auch eine ähnliche Wachstumserhöhung der Hypokotyle hervorrufen. Dieser Schluß kommt demjenigen Falle am nächsten, in welchem der Ammonium-Ion und die Anione der Säuren, da sie gleichstarke Wachstumserreger darstellen, in ihrer gemeinsamen Wirkung unserer ersten Regel folgen, d. h. die Entwickelung der Hypokotyle unabhängig voneinander stimulieren.

Tabelle X.

Gemische der freien Säuren.

7 Stunden; 21° C; $H_2O = 7{,}0$ mm; die Konzentration 0,0005 N.

$H_2C_2O_4$	H_2SO_4	HCl	H_3PO_4
9,5	9,5	9,8	8,4
136	136	140	120
Gemisch mit $H_2C_2O_4$	H_2SO_4	HCL	H_3PO_4
	9,7	10,2	9,0
	139	146	129
Gemisch mit HCl	$H_2C_2O_4$	H_2SO_4	H_3PO_4
	10,2	9,9	9,4
	146	141	135
Gemisch mit H_2SO_4	$H_2C_2O_4$	HCl	H_3PO_4
	9,7	9,9	10,4
	139	141	149

Die Summierung der Effekte einer und derselben Menge des Kations und der gleichwertigen Anione muß auch à priori für verschiedene Salze eine gleiche Erhöhung der Wachstumsenergie hervorrufen. Diese Voraussetzung bleibt übrigens auch in dem Falle unverändert, wenn man die positive Wirkung der Säuren und Ammoniaksalze gänzlich dem vorherrschenden Einfluß des Kations zuschreibt, welcher die Wirkung der Ione der entgegengesetzten Ladung neutralisiert: die äquimolekularen Lösungen der Säuren und Ammoniaksalze derselben müssen freilich, da sie eine gleiche Menge der Ione H und NH_3 enthalten, auch gleiche Effekte hervorrufen.

Die Versuche, welche speziell zur Prüfung der angeführten Voraussetzungen angestellt wurden, erwiesen eine vollständige Übereinstimmung der Ammoniaksalze in Bezug auf ihre Fähigkeit, das Wachstum der Sonnenblume zu modifizieren. Bei der Ausführung der Experimente wurde die sorgfältigste Aufmerksamkeit auf die Vorbereitung der Kultur gelenkt, welche eine genau bestimmte Menge des zu untersuchenden Salzes enthalten mußte. Zu diesem Zwecke wurden die Salze aus geprüften Lösungen von Ätzammoniak und freien Säuren kurz vor jedem Versuche hergestellt. Die Ergebnisse der vier vergleichenden Experimente sind in der Tabelle XI, welche ohne weitere Erklärungen verständlich ist, zusammengestellt.

A priori kann man voraussetzen, daß auch die Salze der starken Säuren anderer Metalle ebenfalls mit der gleichen Energie wirken werden. Zur Prüfung dieser Voraussetzung wurden von mir nur Versuche mit Natriumsalzen, welche gewöhnlich auch wirklich nahe Effekte, jedoch nicht so vollständig gleiche wie Ammoniumsalze, ergaben, angestellt. Leider wurden die Versuche gerade während derjenigen Periode der Keimlingspflege, die, wie in meinem früheren Aufsatze erwähnt, mit bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft war, ausgeführt, und ich werde daher meine Schlüsse nicht auf diese Versuchsserie basieren.

Die Frage über die Wirkung der das Wachstum hemmenden Salze, zu denen auch sämtliche Verbindungen des Natriums gehören, würde jedoch die ernsteste Aufmerksamkeit in dem Falle verdienen, wenn man die positive Wirkung der Säuren auf die Hypokotyle den Anionen derselben zuschreiben wollte.

Tabelle XI.
Ammoniumsalze der starken Säuren.
20° C nach der Bemessung von 500 Hypokotylabschnitten.

Bedingungen der Versuche	H_2O mm u. %	NH_4Cl mm u. %	NH_4NO_3 mm u. %	$(NH_4)_2SO_4$ mm u. %
19 Stunden Konzentr. — 0,002	15,8 100	21,4 135	20,4 129	20,2 129
20 Stunden Konzentr. — 0,002	17,3 100	21,5 124	21,8 126	22,4 130
23 Stunden Konzentr. — 0,002	16,6 100	21,4 129	22,5 135	21,1 127
20 Stunden Konzentr. — 0,004	17,3 100	21,3 123	21,6 125	21,9 127
Mittelzahl %	—	129	129	128

Die einfachste Erklärung des hemmenden Effektes der voneinander verschiedenen Salze würde eben in der Voraussetzung bestehen, daß die Ionen derselben unserer zweiten Regel der Stoffeinwirkung in Lösungen folgen. Im vorhergehenden Aufsatze versuchte ich schon diese Voraussetzung durch Versuche mit Gemischen von Alkalien und Säuren zu beweisen. Man kann aber noch eine Methode zur Beweisführung desselben Gedankens benutzen. Ich meine die Untersuchung der spezifischen Wirkung der Salze.

In der Tat, wenn voneinander verschiedene Kationen die Fähigkeit besitzen, in den Lösungen über die Anionen zu dominieren, so kann man auf Grund unserer früheren Erfahrungen in Bezug auf die Eigenschaften der letzteren die Schlußfolgerung ziehen, daß in den Lösungen der verschiedensten chemischen Verbindungen die vorherrschende Rolle der Kation bei den meisten Konzentrationen erhalten würde. Andererseits sind wir berechtigt zu erwarten, daß freie Alkalien und Salze mancher Säuren sämtlicher Metalle auf die Pflanze mit einer ihrem Kation entsprechenden Energie einwirken werden, und daß, wenn die Metalle nach dem Grade ihrer Wirkung auf die Keimlinge angeordnet werden, ihre Verbindungen auch gleiche Reihen bilden müssen.

Die Versuche bestätigen diese Voraussetzung vollständig. Ich führe hier nur einige Beispiele aus der großen Anzahl der von mir und meinen Mitarbeitern gemachten vergleichenden Experimente (Tab. XII, XIII, XIV, XV, XVI, XVII u. XVIII) an, aus denen man ersieht, daß nicht nur Chlorverbindungen und salpetersaure Salze vieler Metalle, sondern auch die ihnen entsprechenden freien Basen sich der Energie ihrer Wirkung auf die Keimlinge nach in gleiche Reihen ordnen lassen, und daß die erhaltene Reihenfolge bei drei voneinander verschiedenen Konzentrationen der untersuchten Stoffe gleich bleibt; im letzten, 18. Versuche gelang es sogar, dieselbe Reihenfolge in Bezug auf die fünf voneinander verschiedenen Stoffgruppen auf einmal zu beobachten.

Die beschriebene vollständige Übereinstimmung der erhaltenen Ergebnisse kann in keinem Falle nur einem Zufalle zugeschrieben werden. Ich denke daher, daß in den Lösungen in Wirklichkeit eine Zusammenwirkung der Ionen stattfindet, wobei einige Ione vorherrschen und die Wirkung der anderen unterdrücken. Speziell in Bezug auf die Salzlösungen der meisten Metalle kann man denken, daß ihre Kationen in diesem Falle über die Anione dominieren, indem sie den Effekt der letzteren vollständig neutralisieren.

All die oben beschriebenen Erscheinungen der Zusammenwirkung der Salze in gemischten Lösungen können auf eine gesetzmäßige Zusammenwirkung der dieselben zusammensetzenden Ione zurückgeführt werden.

Tabelle XII. 14 ½ Stunden; 21° C.

Stoffe	Konzentrationen Zuwüchse in mm und %						Wasser
	0,001	0,005	0,015	0,001	0,005	0,015	
KCl	19,0	16,6	12,9	112	98	76	$H_2O = 17,0$ $= 100$
KNO_3	18,4	18,2	14,1	108	107	83	
$LiNO_3$	16,2	15,7	8,6	94	92	50	
$Ca(NO_3)_2$	13,4	7,9	3,9	78	46	23	
$MgCl_2$	12,0	10,8	8,5	80	72	56	$H_2O = 15,0$ $= 100$
$SrCl_2$	11,4	8,9	4,3	76	59	28	
$BaCl_2$	7,6	5,2	2,3	50	35	15	

Tabelle XIII. Versuche von Herrn Pestrejakoff.
22 Stunden; 18—20 C; ungefähr 1800 Keimlinge.

Stoffe	Zuwüchse in %		
	0,01 N	0,001 N	0,0001 N
NH_4NO_3	114	117	101
KNO_3	91	100	98
$NaNO_3$	84	96	98
$LiNO_3$	83	94	92
$Ca(NO_3)_2$	65	92	97
$Ba(NO_3)_2$	41	78	96

Tabelle XIV. Konz. — 0,001 N; 18 Stunden; 20°5 C.
Versuche des Herrn Sarandinaki.

Stoffe	1. H_2O = 17,8 mm		2. H_2O = 18,7 mm		Mittelzahl
	mm	%	mm	%	
KCl	19,0	107	19,6	105	106
NaCl	16,0	90	19,0	101	96
$MgCl_2$	15,0	84	16,7	89	87
$SrCl_2$	13,9	78	15,7	84	82
$CoCl_2$	13,4	75	15,6	83	79
$ZnCl_2$	12,3	69	14,4	77	73
$BaCl_2$	11,3	63	12,6	67	65
$NiCl_2$	10,1	57	11,9	63	60
$PbCl_2$	—	—	8,5	45	45
$HgCl_2$	tödlich				

Tabelle XV. Konz. 0,001 N.

Katione der angew. Stoffe	Chlorverbindung		Salpeters. Salze		Freie Basen	
	20 Stdn. mm	$H_2O = 17,2$ %	13 Stdn. mm	$H_2O = 13,2$ %	12 Stdn. mm	$H_2O = 10,5$ %
HN_4	21,6	125	17,5	134	12,9	123
K	17,1	99	14,7	113	10,7	102
Na	15,7	91	12,1	92	10,3	99
Sr	12,5	73	11,4	86	8,8	84
Ba	10,0	58	10,8	83	7,5	72

Tabelle XVI. Konz. 0,0005 N.

Katione der angewandten Stoffe	Salpeters. Salze		Freie Basen	
	13 Stund. mm	$H_2O = 13,2$ %	12 Stund. mm	$H_2O = 11,0$ %
NH_4	15,4	118	13,2	120
K	14,6	112	11,0	100
Na	12,8	98	10,0	97
Sr	11,8	91	9,7	86
Ba	11,5	88	8,2	75

Tabelle XVII. Konz. 0,005 N.

Katione der angewandten Stoffe	Chlorverbindung 14 St.; $H_2O = 16,8$ mm		Freie Basen 14 St.; $H_2O = 17,0$ mm	
	mm	%	mm	%
NH_4	19,9	118	17,1	101
K	14,2	85	15,5	91
Na	13,4	80	13,1	78
Li	12,7	75	10,6	63
Sr	11,8	70	10,4	62
Ca	9,5	57	10,0	60
Ba	7,1	42	8,0	47

Tabelle XVIII. Konz. 0,005 N.
18 Stunden; $H_2O = 100$.

Katione der angew. Stoffe	Freie Basen	Salze			
		schwefelsaure	salpetersaure	Chlorverb.	oxalsaure
NH_4	107	134	111	123	122
K	93	104	93	98	97
Na	89	97	89	99	97
Li	76	88	72	84	86
Ca	70	72	61	58	86
Sr	54	70	51	44	72

Die gemachte Voraussetzung hat jedenfalls denjenigen Vorzug, daß von einem gemeinsamen Standpunkt aus sehr verschiedenartige Fälle der Wachstumsmodifikation, durch Lösungen der Salze hervorgerufen, erklärt werden können und dem Forscher gestattet, die Wirkung vieler chemischer Verbindungen sowohl in einfachen Lösungen verschiedenartiger Konzentrationen, als auch in deren Gemischen miteinander vorauszusehen.

Es bleibt noch übrig, die Versuche, welche zum Studium der Gemische, die durch zwei das Wachstum hemmende Stoffe gebildet werden, angestellt wurden, zu betrachten.

Früher wurde schon darauf hingewiesen, daß die Fähigkeit die Wachstumsenergie der Sonnenblume zu vergrößern oder zu verkleinern, keinen wesentlichen Einfluß auf diejenigen Beziehungen der Stoffe zueinander ausübt, welche in gemischten Lösungen beobachtet werden. Wir können daher voraussetzen, daß die Gemische der hemmenden Stoffe in ihrem Einflusse auf die Pflanze in gleichem Grade von dem quantitativen Verhältnis der dieselben zusammensetzenden Komponenten abhängen werden, wie auch die Lösungen entgegengesetzt wirkender Substanzen. Dieses wird auch durch die Versuche bestätigt, wenn man jedes einzelne Paar der Verbindung nach der oben dargelegten Methode untersucht, indem man die Gemische aus verschiedenen Quantitäten beider Substanzen zusammensetzt. In kompensierten Konzentrationen kann man dann eine mehr oder minder unabhängige Wirkung der Komponenten des Gemisches beobachten, während es in den Lösungen mit physiologisch vorherrschenden Quantitäten der einen der Substanzen gelingt, wiederum eine Unterdrückung der Tätigkeit der zweiten schwächeren Verbindung zu konstatieren.

Um diese Erscheinungen anschaulich hervorzurufen, bediente ich mich des früheren Verfahrens der Zusammenstellung der faktisch in dem Gemische enthaltenen Zuwüchse mit den theoretischen Größen derselben, welch letztere aufs neue in der Voraussetzung berechnet wurden, daß beide Komponenten in der gemischten Lösung nacheinander mit derselben Energie wirken, wie auch in den einfachen Lösungen derselben. Aus dem Vorhergesagten erhellt, daß die Übereinstimmung solcher Größen mit den faktischen Zuwüchsen auf eine unabhängige Tätigkeit der Bestandteile der gemischten Lösung hindeutet, während die Nichtübereinstimmung derselben als Merkmal der Beseitigung des einen der Effekte infolge der Wechselwirkung zwischen den Komponenten der Lösung dienen wird. Da wir es in den Versuchen mit zwei das Wachstum hemmenden Verbindungen zu tun haben, so ruft die Neutralisation des einen der Bestandteile, gleichviel welcher von ihnen in der Lösung vorherrscht, unvermeidlich einen günstigeren Einfluß der gemischten Lösung auf die Pflanze hervor, als es bei der unabhängigen Wirkung beider Komponenten der Fall sein würde. Die faktischen Zuwüchse werden daher in allen nicht kompensierten Lösungen stets die theoretischen übertreffen, und die Differenzen zwischen ihnen unveränderlich positiv sein.

Zur Erläuterung der betrachteten Auslegung der Daten führe ich folgendes Beispiel für die Berechnung der Größe des theoretischen Zuwachses an, und zwar für die Substanzen a und b, von denen a im Vergleich mit dem Wachstume im Wasser eine Hemmung des Wachstums um 30 %, b — um 47 % hervorruft, und a—b das Wachstum um 49 % aufhält; dann ist $H_2O = 100$; $a = 70$; $b = 53$; $a\text{-}b = 51$. Bei vollständig unabhängiger Einwirkung von a und b sollte das Gemisch derselben jedoch ergeben:

$$a - b = 70 - \frac{70 \times 47}{100} = 53 - \frac{53 \times 30}{100} = 37$$

Der faktische Zuwachs = 51, der theoretische Zuwachs = 37; die Differenz zwischen ihnen = 51 — 37 = + 14.

Die Resultate der Versuche, welche in den Tabellen XIX—XXIII gruppiert sind, illustrieren oben Besagtes sehr deutlich. In der Mehrheit der untersuchten Gemische sehr verschiedenartiger Zusammensetzung haben wir beständig positive Differenzen zwischen den Größen der faktischen und theoretischen Zuwüchse beobachtet, und diese Differenzen waren um so bedeutender, je mehr sich die Zuwüchse in dem Gemische den Zuwüchsen des einen der Komponenten in einfacher Lösung näherten, d. h. je energischer die vorherrschende Verbindung den Effekt des zweiten untergeordneten Elementes der Lösung unterdrückte. Leider trägt die Berechnung der theoretischen Zuwüchse und die Vergleichung derselben mit den faktisch in den Versuchen mit schädlich wirkenden Substanzen erhaltenen wenig zur genaueren Erklärung der Wechselwirkungen zwischen den Bestandteilen der Lösungen bei. Denn bei sehr starken oder sehr schwachen Modifikationen der Wachstumsenergie vermindern sich die absoluten Größen der Differenzen zwischen den faktischen und den theoretischen Zuwüchsen derart stark, daß es als unangebracht erscheint, nach den Abänderungen derselben über den Charakter der Erscheinungen in den Gemischen zu urteilen. Andererseits geben die fortwährend positiven Differenzen uns nicht

Tabelle XIX.
Magnesiumchlorid und Cobaldchlorid.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	Erstes Salz			Zweites Salz			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Verbd. u. Konzentr.	mm	%	Verbind. u. Konzentrationen	mm	%	mm	%			
100	13	13,8	$MgCl_2$ 0,005	11,7	85	$Ni(NO_3)_2$ 0,005	6,5	47	7,3	53	+ 0,8	+ 13	40
101	13	13,1		11,5	88		7,1	54	7,9	58	+ 0,8	+ 10	48
102	14	15,6		11,7	75	$Srcl_2$ 0;02	6,2	40	7,7	49	+ 1,5	+ 19	30
103	14	15,6		11,7	75	$Ca(NO_3)_2$ 0,005	9,2	59	10,4	66	+ 0,8	+ 22	44
104	14	15,6		11,7	75	0,02	4,8	31	6,2	40	+ 1,4	+ 17	23
105	14	15,6	0,020	9,2	59	0,005	9,2	59	9,9	64	+ 0,7	+ 29	35
106	14	15,6		9,2	59	0,02	4,8	31	7,5	48	+ 2,7	+ 30	18
107	12	12,0	$CoCl_2$ 0,005	6,3	52	$NaNo_3$ 0,005	11,4	95	6,7	56	+ 0,3	+ 7	49
108	13½	15,2		6,9	45	0,01	14,0	92	9,1	60	+ 2,2	+ 19	41
109	13½	15,2		6,9	45	0,025	11,5	75	7,7	51	+ 0,8	+ 17	34
110	13½	15,2		6,9	45	0,05	8,6	57	5,8	39	— 1,1	+ 13	26

Tabelle XX. Cobaldchlorid.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	Erstes Salz $CoCl_2$			Zweites Salz			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	Verbind. u. Konzentrationen	mm	%	mm	%			
111	13	13,8	0,005 N	5,9	44	KNO_3 0,005	13,2	96	12,2	89	+ 6,3	+ 47	42
112	13	13,1		7,8	60		12,6	96	11,8	90	+ 4,0	+ 32	58
113	14	17,9		9,0	50		16,0	89	13,7	76	+ 4,7	+ 31	45
114	14	17,9	Cobaldchlorid	9,0	50	0,01	14,4	80	12,1	67	+ 3,1	+ 27	40
115	14	17,9		9,0	50	0,025	13,3	74	11,2	63	+ 2,2	+ 26	37
116	14	15,2		6,9	45	0,05	8,6	56	8,3	54	+ 1,4	+ 29	25
117	14	15,2		6,9	45	0,075	7,0	46	6,6	43	— 0,3	+ 22	21
118	14	15,2		6,9	45	0,10	6,1	40	4,6	30	— 1,5	+ 12	18
119	21	15,6		7,5	47	$Ca(NO_3)_2$ 0,0025	10,3	66	6,2	40	— 1,3	+ 8	32
120	13	13,4		5,5	41		6,7	49	3,6	27	— 1,9	+ 7	20
121	13	14,1		6,5	46	0,005	6,6	47	3,8	27	— 2,7	+ 5	22
122	14	17,9		9,0	50		11,8	66	6,7	37	— 2,3	+ 11	26
123	14	17,9		9,0	50	0,01	9,6	53	5,8	32	— 3,2	+ 13	19
124	14	17,9		9,0	50	0,025	6,3	35	4,4	25	— 1,9	+ 8	17

Tabelle XXI. Strontiumchlorid und Bariumchlorid.

No. der Versuche	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100 mm	Erstes Salz $SrCl_2$			Zweites Salz			Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentration.	mm	%	Verbindungen und Konzentrationen	mm	%	mm	%			
125	21	14,5	0,001	11,8	82	$Ba(No_3)_2$ 0,002	9,7	67	9,9	69	+ 0,2	+ 14	55
126	13	13,2	0,002	9,0	68	0,001	8,6	66	7,3	55	— 1,3	+ 10	45
127	20	19,3		14,0	72		12,2	63	9,5	50	— 2,7	+ 5	45
128	20	19,3		14,0	72	$BaII_2$ 0,002	11,4	60	10,6	55	— 0,8	+ 11	43
129	13	13,2		9,0	68		9,3	70	8,8	67	— 0,2	+ 19	48
130	21	15,6	0.0025	11,2	71	$Ni(NO_3)_2$ 0,005	5,7	38	5,3	33	— 0,4	+ 6	27
131	13	13,4	0,005	7,1	53	0,0025	5,3	39	4,7	35	— 0,6	+ 14	21
132	13	14,1		8,6	60		5,1	36	4,2	30	— 0,9	+ 8	22
133	14	15,6	0,020	6,2	40	$Ca(N_3O)_2$ 0,02	4,8	31	4,6	30	— 0,2	+ 18	12
134	14	15,6		6,2	40		4,8	31	4,6	30	-- 0,2	+ 18	12
135	12	12,0	$BaCl_2$ 0,005	6.3	53	$Ni(NO_3)_2$ 0,005	6,3	53	5,2	44	— 1,1	+ 16	28

Taf. XXII. Lithiumnitrat.

No. der Versuche	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100 mm	Erstes Salz $LiNo_3$			Zweites Salz $BaCl_2$			Gemisch		Abweichungen von der Regel, %	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
136	12½	14,4	0,05	5,1	35	0,005	6,9	48	4,0	28	— 1,1	+ 11	17
137	12½	14,4		5,1	35	0,02	6,3	44	4,2	29	— 0,9	+ 14	15
138	12½	14,4		5,1	35	0,01	4,3	30	3,2	22	— 1,1	+ 11	11
139	12½	14,4	0,02	8,6	70	0,02	4,3	30	3,9	27	— 0,4	+ 6	21
140	12½	14,4	0,01	11,3	78		4,3	30	4,1	28	— 0,2	+ 5	23
141	12½	14,4	0,005	11,9	83		4,3	30	4,9	34	+ 0,6	+ 9	25
						$NiCl_2$							
142	13	14,2	0,05	5,1	36	0,0025	7,7	54	5,8	40	+ 0,7	+ 21	19
143	13	14,2		5,1	36	0,005	6,8	47	5,9	41	+ 0,8	+ 24	17
144	13	14,2		5,1	36	0,01	6,6	46	4,5	31	— 0,6	+ 14	17
145	13	14,2	0,02	8,2	57		6,6	46	4,7	32	— 1,9	+ 6	26
146	13	14,2	0,01	10,3	72		6,6	46	6,0	42	— 0,6	+ 9	33

Tabelle XXIII. Calciumchlorid.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	Erstes Salz $CaCl_2$			Zweites Salz KNO_3			Gemisch		Abweichung von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
147	13	16,1	0,03	5,3	33	0,01	15,2	94	7,6	47	+ 1,3	+ 18	29
148	13	16,1		5,3	33	0,02	12,3	76	6,7	42	+ 1,4	+ 17	25
149	13	16,1	0,015	7,1	44	0,02	12,3	76	9,8	61	+ 2,7	+ 28	33
150	13	16,1	0,03	5,3	33	0,04	11,1	69	5,6	35	+ 0,3	+ 12	23
151	13	16,1	0,005	10,9	68	0,01	15,2	94	12,9	80	+ 2,0	+ 16	64
152	13	16,1	0,015	7,1	44	0,04	11,1	69	6.6	41	+ 0,5	+ 11	30
153	13	16,1	0,03	5,3	33	0,10	4,8	30	5,1	32	— 0,3	+ 22	10
154	13	16,1	0,005	10,9	68	0,04	11,1	69	9,0	56	— 1,9	+ 9	47

die Möglichkeit, zu bestimmen, welche von den beiden verwendeten Verbindungen und in welcher Konzentration die vorherrschende Rolle erhält, während in den Versuchen mit entgegengesetzt wirkenden Substanzen der Wechsel des Differenzvorzeichens als Merkmal sowohl der kompensierten Konzentrationen der gemischten Lösungen, als auch der Natur der vorherrschenden Substanz dient. Zur Lösung dieser letzteren Frage kann man sich indessen unseres zweiten Verfahrens der unmittelbaren Vergleichung der Zuwachsgrößen in dem Gemische mit den Zuwachsgrößen in der Lösung derjenigen Verbindung, welche in jedem Versuche am meisten schädlich wirkte, bedienen. Tatsächlich, die Differenzen zwischen den soeben genannten Größen werden positiv in allen denjenigen Fällen sein, wenn der Zuwachs in dem Gemische sich dem Zuwachse in der einfachen Lösung der schwächer wirkenden Substanz nähert; umgekehrt, werden dieselben negativ sein, wenn die Hemmung des Wachstums in dem Gemische die Hemmung desselben in der Lösung des stärker wirkenden Komponenten übertrifft; die Größe der Differenz fällt schließlich bis zu Null, wenn in den Versuchen eine vollständige Übereinstimmung der Zuwüchse in dem Gemische mit denselben in der schädlicheren Lösung wahrgenommen wird. Eben dieser letzte Fall, wo die Differenz gleich Null ist, entspricht der buchstäblichen Forderung unserer dritten Regel über das gemeinsame Einwirken wachstumshemmender Substanzen. In den Tabellen der Versuche ist daher die Rubrik der positiven und negativen Differenzen dieser Art als „Abweichungen von der Regel“ benannt.

Die Entstehung der negativen Differenzen kann man nur damit erklären, daß in dem Versuche beide Verbindungen ihren spezifischen Einfluß selbständig ausüben konnten; sie deuten folglich auf eine mehr oder minder unabhängige Wirkung der Substanzen und zugleich auch auf die physiologisch kompensierten Konzentrationen beider Komponenten der gemischten Lösung hin. Die Entstehung der positiven Differenzen wird ebenfalls verständlich, wenn man als vorherrschenden Komponenten die Substanz mit dem schwächer ausgedrückten Vermögen zur Wachstumshemmung der Hypokotyle annimmt, gleichwie wir in den Versuchen mit entgegengesetzten Substanzen alle Fälle der erhöhten Effekte dem vorherrschenden Einflusse der positiven Verbindung zuschrieben. Der Vorherrschaft desselben schwach wirkenden Komponenten, die jedoch nicht in vollem Maße hervortritt, sind scheinbar auch einige Fälle von Null-Differenzen zuzuschreiben, während sich die übrigen Versuche, in denen sich die Differenzen zwischen den Zuwüchsen in dem Gemische und in der Lösung der meistschädlichen Substanz ebenfalls zu Null näherten, indem sie die Größe des unvermeidlichen Fehlers in der Berechnung des Wachstums nicht übertrafen, durch die Vorherrschaft der starkwirkenden Verbindung, welche den Effekt des schwachen Komponenten gänzlich unterdrückt, erklären lassen.

Die vorgeschlagene Auslegung der Daten findet nach meiner Ansicht ihre volle Rechtfertigung in dem Umstande, daß es in keinem der Versuche mit schädlich wirkenden Substanzen gelungen ist, Effekte wahrzunehmen, welche die Grenzen der Wirkung der einen der Substanzen überschritten oder den Summareffekt beider Verbindungen übertroffen hätten. In allen Fällen der Neutralisation, wie bedeutend dieselbe nicht sei, blieb die negative Wirkung der Lösung doch erhalten, indem sie sich dem negativen Effekte der einen der Verbindungen näherte. Ebendasselbe Verhältnis der Effekte der gemischten Lösung zu den Effekten der dieselbe bildenden Komponenten wurde auch in den Versuchen mit entgegengesetzten Substanzen wahrgenommen. Wir haben eben gesehen, daß in allen Fällen positiver Wirkung solcher Gemische der Effekt derselben nie den Effekt des positiven Komponenten übertraf, sondern sich demselben nur in diesem oder jenem Maße annäherte; diesem entsprechend ging die Hemmung des Wachstums in dem Gemische im Falle schädlicher Wirkung der entgegengesetzten Substanzen nicht über die Grenzen der Wirkung des negativen Komponenten der Lösung hinaus. Solch ein Resultat der Versuche mit verschiedenen Gemischen veranlaßt mich, in einer jeden Lösung vorherrschende und untergeordnete Komponenten zu suchen und folglich anzunehmen, daß wir in allen Fällen der Wechselwirkung der Substanzen es mit einer einseitigen Neutralisation der einen Verbindung durch die andere zu tun haben und durchaus nicht mit solch einer Abänderung der Wirkung dieses oder jenes Komponenten, welche den gemischten Lösungen unerwartete Eigenschaften verleiht.

Sehen wir uns jetzt die angeführten Fälle der Wechselbeziehungen zwischen den Komponenten schädlich wirkender Gemische etwas näher an, indem wir uns auf die Resultate unserer Versuche stützen.

Ein sehr lehrreiches Beispiel der Vorherrschaft der schwachwirkenden Verbindung bieten die gemischten Lösungen aus salpetersaurem Kalium und Kobaldchlorid (Tab. XX, Vers. 111—118). In schwachen übereinstimmenden Konzentrationen dieser Substanzen ruft die Salpeterlösung nur eine unbedeutende Hemmung des Wachstums hervor, während das Cobaldchlorid die Wachstumsenergie um 50% vermindert; die Gemische derselben sind jedoch ebenso unschädlich, wie die einfachen Lösungen des salpetersauren Kalium. Dementsprechend sind unsere „Abweichungen von der Regel“ hier sehr bedeutend und positiven Vorzeichens, und die Differenzen zwischen den faktischen und den theoretischen Zuwüchsen deuten auf eine fast volle Beseitigung des schädlichen Effektes des Cobaldchlorides hin.

Diese Erscheinungen lassen sich, meiner Ansicht nach, am leichtesten dadurch erklären, daß in dem Gemisch das salpetersaure Kalium die maßgebende Rolle spielt. Mit der Erhöhung der Konzentration des Salpeters jedoch erfährt das gegenseitige Verhältnis der Substanzen der Lösung zueinander eine allmähliche Veränderung. Der Zuwachs in dem Gemische beginnt sich mehr und mehr dem Zuwachse in der meistschädlichen Substanz zu nähern, die vorherrschende Wirkung des KNO_3 gibt nach; zugleich mit diesem vermindert sich auch die Neutralisation des Effektes des Cobaldchlorides, bis das letztere, bei einer Konzentration des Salpeters von ca. 0,1 N, die Möglichkeit erhält, unabhängig seinen Einfluß auf die Pflanze auszuüben. In diesem letzteren Falle fällt der Zuwachs in dem Gemisch so stark, daß er fast dem theoretischen gleich wird, und die Größe der Abweichungen von der Regel wiederum, wie auch zu erwarten war, zunimmt, jedoch in negativer Richtung. Eine ebensolche Abänderung des Verhältnisses der Komponenten zueinander wird auch in dem Gemisch aus Salpeter und Calciumchlorid wahrgenommen, obgleich das Calcium in allen Konzentrationen seinen spezifischen Einfluß auf die Pflanze energischer ausübt als das Kobald.

Die Versuche mit Calcium sind in der Tabelle XXIII zusammengestellt, und zwar in der Weise, daß das Gemisch eine allmähliche Bereicherung an Salpeter erfährt: in dem Versuch 147 enthielt die Lösung auf 100 Teile Calcium nur 33 Teile Salpeter, während in dem Versuche 154 auf dieselbe Quantität Calcium schon 800 Teile Salpeter kamen. Wenn man die Übergangsgemische 150—151, welche entsprechende Übergangseffekte ergaben, nicht in Betracht zieht, so zerfallen die übrigen Lösungen naturgemäß in zwei Gruppen mit ungleicher Arbeitsfähigkeit einer jeden der Verbindungen. In der Tat, in den Versuchen 147—149 sind die Abweichungen von der Regel positiv, und die Gemische ergeben ziemlich hohe Effekte, d. h. unbedeutende Mengen Salpeter machen hier, wie auch in den Versuchen mit Cobald, das Calciumchlorid leicht unschädlich; umgekehrt genießt in den Versuchen 152—154 mit einem Übergewicht an Salpeter der zweite Komponent schon einige Selbständigkeit; und in derjenigen Lösung, in welcher die Vorherrschaft des Salpeters am schärfsten hervortritt, nimmt die unabhängige Wirkung beider Substanzen derart stark zu, daß die faktischen Zuwüchse mit den theoretischen fast übereinstimmen.

Die Gemische aus salpetersaurem Kalium und chlorsauren Cobald- und Calciumsalzen hängen somit in ihrem Einflusse auf die Pflanzen, ebenso wie auch die Gemische aus entgegengesetzt wirkenden Substanzen, von dem Verhältnis der Konzentrationen der Gemischkomponenten ab; doch die dominierende Rolle spielen hier sonderbarerweise diejenigen Substanzen, welche in der Lösung in kleinen Mengen vorhanden sind. Diese besondere Eigentümlichkeit schädlichwirkender Verbindungen wurde von mir auch in Gemischen vieler anderer Substanzen wahrgenommen. So rief in gemischten Lösungen aus salpetersaurem Lithium und Nickelchlorid die Verstärkung der Konzentration der vorherrschenden Substanz ($NiCl_2$) eine aktivere Wirkung des zweiten untergeordneten Elementes der Lösung hervor (Tab. XXII, Vers. 142—146). Eine ähnliche Erscheinung wurde auch in Gemischen aus salpetersaurem Lithium und Baryumchlorid beobachtet, nur daß hier als vorherrschende Substanz augenscheinlich das salpetersaure Lithium auftrat, bei dessen Konzentrationserhöhung die Wirkung des Calcium etwas zunahm (Tab. XXII, Vers. 136—141). Ebenso verminderte sich der vorherrschende Einfluß des salpetersauren Natriums in dem Gemisch mit Cobaldchlorid, sobald das quantitative Übergewicht des Salpeters in der Lösung zunahm (Tab. XIX, Vers. 110). Schließlich ist noch darauf hinzuweisen, daß die Vorherrschaft des $MgCl_2$ gleichzeitig mit der Zunahme der Quantität des zweiten Komponenten — $Co(No_3)_2$ — ebenfalls zunahm (Tab. XIX, Vers. 103—106).

In allen aufgereihten Fällen, mit Ausnahme der Gemische aus Cobaldchlorid und Kaliumsalpeter, rief die Veränderung der Konzentration der Komponenten der gemischten Lösung doch nur so unbedeutende Veränderungen in dem Einflusse des Gemisches auf die Pflanze hervor, daß man die meisten der erwähnten Versuche auch als Beweise für unsere dritte Regel über gemeinsames Wirken der Substanzen anführen kann, laut welcher der Zuwachs in dem Gemisch zweier negativer Substanzen mit dem Zuwachs in der Lösung derjenigen Verbindung übereinstimmt, welche das Wachstum am energischsten hemmt. Selbst wenn sogar die strengsten Anforderungen an die Regel gestellt werden, indem man die Differenzen zwischen den Zuwüchsen von über 1 mm als Ausnahme aus derselben annimmt, so beobachten wir doch in den Versuchen, in denen diese Ausnahmen absichtlich durch jähe Änderungen der Konzentrationen hervorgerufen wurden, in 15 von 26 Fällen Zuwüchse, welche mit den Zuwüchsen des meistschädlichen Komponenten jeder Lösung nahe übereinstimmen, wie es aus der folgenden Datendisposition ersichtlich ist:

Gemische	Anzahl der Versuche	
	im ganzen	laut Regel
$MgCl_2 + Ca(NO_3)_2$	4	2
$CoCl_2 + NaNO_3$	4	2
$CaCl_2 + KNO_3$	7	3
$BaCl_2 + LiNO_3$	6	4
$NiCl_2 + LiNO_3$	5	4
Summa	26	15

Ein noch günstigeres Resultat ergaben die übrigen unserer Versuche, in welchen beide schädlich wirkende Substanzen in schwachen nahe übereinstimmenden Konzentrationen verwendet wurden, jedoch stets in solcher Weise, daß eine der Substanzen das Vermögen besaß, die Wachstumsenergie energischer zu hemmen als die andere. Dieses schuf scheinbar auch die notwendigen Bedingungen für die Vorherrschaft der starkwirkenden Verbindung, da, nach den oben angeführten Daten, die Vorherrschaft in Gemischen schädlich wirkender Substanzen den schwächsten Konzentrationen verschiedener Verbindungen zufällt. Wie dem nicht sei, die in den Tabellen XIX und XXI gruppierten Versuche verliefen fast ohne Ausnahme nach unserer Regel, d. h. die starkwirkende Substanz unterdrückte hier ganz den Effekt des zweiten schwachen Komponenten:

Gemische	Anzahl der Versuche	
	im ganzen	laut Regel
$MgCl_2 + Ni(NO_3)_2$	2	2
$BaCl_2 + Ni(NO_2)_2$	1	1
$SrCl_2 + Ni(NO_3)_2$	3	3
$SrCl_2 + Ba(NO_3)_2$	3	2
$SrCl_2 + BaCl_2$	2	2
$SrCl_2 + Ca(NO_3)_2$	2	2
Summa	13	12

Durch diese neuen Daten wird die früher ausgesprochene Behauptung, daß in Gemischen aus schädlich wirkenden Substanzen meist Wachstumseffekte zu erwarten sind, die den Effekten des einen stark wirkenden Komponenten entsprechen, nach meiner Ansicht in genügendem Maße begründet. Wenn in den Versuchen auch Abweichungen wahrgenommen wurden, so waren diese Abweichungen, wie auch in den Versuchen mit entgegengesetzten Substanzen, vorauszusehen, wenn man dabei das quantitative Verhältnis beider Verbindungen in der gemischten Lösung in Betracht zog. Ebensowenig kann die Bedeutung unserer Regel durch den Umstand erschüttert werden, daß wir inmitten der verschiedenartigen Verbindungen einem Substanzenpaare begegneten, welches sich zur Äußerung der betrachteten Wechselbeziehungen als wenig geeignet erwies. Ich spreche von dem Gemische aus Cobaldchlorid mit verschiedenen Konzentrationen des salpetersauren Calcium, welche fortwährend der unabhängigen summarischen Wirkung beider Substanzen auf die Pflanze entsprechende Effekte ergaben (Tab. XX, Vers. 119—124).

Aus den Versuchen mit entgegengesetzt wirkenden Verbindungen könnte man in Erinnerung zurückrufen, daß das Paar $(NH_4)_2SO_4$ und $ZnCl_2$ in der Mehrheit der Konzentrationen die Wachstumsenergie ebenfalls entsprechend dem selbständigen unabhängigen Einflusse beider Substanzen modifizierte. Diese beiden Fälle erschienen jedoch als seltene Ausnahmen unter den Lösungen der verschiedenartigsten Konstitution, und dabei trat die unabhängige Wirkung der Komponenten noch nicht einmal in vollem Maße hervor. Hiermit möchte ich die Betrachtung der Versuche mit schädlich wirkenden Substanzen schließen.

Bevor ich jedoch die Darlegung meiner Beobachtungen über gemischte Lösungen abbreche, fühle ich mich gedrungen, einige Bemerkungen zu der Frage über diejenigen Ionen zu machen, welche in dem Gemische die vorherrschende Rolle gewannen und dadurch die oben dargelegten Änderungen in der Wirkung der übrigen Ionen jeder Lösung hervorriefen.

Wir haben oben gesehen, daß die Kationen der Salze der meisten Metalle ihre spezifische Wirkung auf die Pflanze derart scharf äußerten, daß die Teilnahme an der Reizung des Plasmas der mit den Kationen verbundenen Anionen mindestens zweifelhaft erscheint. Da in Gemischen aus schädlich wirkenden Substanzen eben derartige Kationen vorhanden sind, so könnte man annehmen, daß wir es in allen Fällen der Neutralisation irgend eines schädlichen Salzes durch ein anderes mit einer vorherrschenden Wirkung nur eines einzigen Kationen auf alle übrigen Ionen der Lösung zu tun haben, nicht ausgenommen auch den Kation der untergeordneten Verbindung. Dasselbe kann man auch inbezug auf solche Gemische aus entgegengesetzt wirkenden Substanzen in Anwendung bringen, in denen die negative Verbindung, indem sie die Vorherrschaft in dem Gemische gewann, den Effekt des positiven Salzes neutralisierte. Im Falle der Vorherrschaft dieses letzteren in dem Gemische aus entgegengesetzten Verbindungen wird die Frage über die vorherrschenden Ionen komplizierter, da scheinbar sowohl der Kation als auch der Anion der positiv wirkenden Salze befähigt sind, das Wachstum der Hypokotyle unabhängig voneinander zu modifizieren. Es ist sehr wahrscheinlich, daß hier beide Ionen mit gleichem Rechte den Effekt des schädlichen Kationen unterdrücken.

Bei der Erörterung dieser Fragen ist ferner der Umstand zu beachten, daß die Fähigkeit zur Vorherrschaft durchaus nicht eine ausschließliche Eigenschaft derjenigen Substanzen ist, die aus Ionen mit bestimmten physikalisch-chemischen Eigenschaften bestehen, obgleich diese letzteren allerdings einige Bedeutung besitzen. Die Hauptrolle in der Äußerung der Wechselwirkungen spielt jedoch scheinbar die Quantität eines jeden Ionen in der Lösung, so daß die Veränderung des Konzentrationsverhältnisses der einzelnen Ionen gewöhnlich auch die Modifikation ihrer Befähigung zur Pflanzenreizung nach sich zieht. Diese Modifikationen der Eigenschaften im Zusammenhange mit den Schwankungen in dem quantitativen Bestande der gemischten Lösungen können so weit gehen, daß es inbezug auf die verschiedenartigsten Paare salzartiger Substanzen gelingt bald die Vorherrschaft des einen, bald die des anderen Kationen über alle übrigen Ionen des Gemisches zu beobachten.

Ich kann jedoch nicht umhin, zu bekennen, daß derartige Hinweise auf die Tätigkeit der einzelnen Ionen sehr wenig zu den oben dargelegten Daten über die Wechselwirkungen der Substanzen in gemischten Lösungen hinzufügen. Nach meiner Ansicht haben dieselben nur insofern einen Wert, als sie die Möglichkeit geben, von einem gemeinsamen Standpunkte aus das Verhalten der pflanzlichen Zellen sowohl zu den einfachen, als auch zu den gemischten Lösungen salzartiger Substanzen zu verstehen.

V.

Die Einwirkung salzartiger Substanzen.

(Schluß.)

In der Absicht einer umständlicheren Erläuterung der gegenseitigen Beziehungen zwischen den Komponenten der gemischten Lösungen habe ich den Versuch gemacht, die Gemische von Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid in allen typischsten Kombinationen der verschiedenen Konzentrationen dieser Salze zu studieren: dabei bediente ich mich des oben dargelegten Verfahrens der Untersuchung von Gemischen zweier Salze. Außerdem erschien es mir wünschenswert, einige meiner früheren Experimente mit Gemischen zweier positiv wirkenden Verbindungen zu ergänzen, da die Frage über die gegenseitigen Beziehungen der Substanzen dieser Kategorie zueinander nicht genügend bis in die Details verhandelt worden war. Ferner ist es mir, dank der energischen Mithilfe meiner Schüler, gelungen, nähere Kenntnis zu erhalten über das Verhalten der Komponenten in Gemischen zweier schädlich wirkender Substanzen, und ebenso einige Gemische aus drei Substanzen zu untersuchen, die mir als besonders interessant zur Lösung der Frage über den Charakter der Wechselwirkungen zwischen den Kationen und Anionen in einfachen Lösungen schienen. Schließlich habe ich den Versuch gemacht, einige ergänzende Experimente zur Paralisation der positiven Effekte verschiedener Ammoniumsalze durch schädlich wirkende Verbindungen zu unternehmen, zwecks Klarlegung der Ursachen dieser Paralisation.

Die Übersicht über die aufgereihten Gruppen von Versuchen bildet den Inhalt der vorliegenden abschließenden Studien.

Die erste Serie der neuen Versuche wurde mit solchen Lösungen von Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid unternommen, in denen die Quantität des $(NH_4)_2SO_4$ stets dieselbe blieb, während die Quantität des $MgCl_2$ in weiten Grenzen variierte. Analoge Versuche mit der Konzentration 0.0025 N von $(NH_4)_2SO_4$ wurden von mir auch früher ausgeführt (Tab. I u. II, Seite 60). Jetzt jedoch beabsichtigte ich dieselben nicht nur zu ergänzen, sondern auch noch einmal an neuem Material zu kontrollieren in einer anderen Periode massenhafter Versuche mit *Helianthus annuus*.

Tabelle XXIV. Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0025		$MgCl_2$			Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
		mm	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
155	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,05	8,2	46	7,6	44	− 0,4	− 11	55
156	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,0375	9,7	56	9,7	56	+ 0,1	− 11	67
157	14	17,5	22,7	130	0,025	12,0	68	12,0	68	+ 0,0	− 20	88
158	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,0125	12,1	69	12,7	72	+ 0,5	− 11	83
159	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,00625	12,9	74	13,6	78	+ 0,6	− 11	89
160	$13^1/_2$	16,3	20,5	127	0,005	14,25	87	15,4	96	+ 1,2	− 15	111
161	15	17,3	23,1	134	0,0025	14,5	84	18,4	106	+ 4,0	− 6	112
162	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,002	13,8	79	15,9	91	+ 2,1	− 4	95
163	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,001	15,2	87	18,0	103	+ 2,8	− 2	105
164	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,0005	16,2	93	19,7	112	+ 3,5	+ 1	111
165	$14^1/_2$	17,5	21,0	120	0,0003	16,8	96	20,2	115	+ 3,4	0	115

Dieses schien mir aus dem Grunde wünschenswert, weil ich im Falle der Übereinstimmung der neuen Daten mit den früheren dadurch die volle Überzeugung von der Richtigkeit der Resultate der ganzen nachfolgenden Serie von Experimenten gewann, zu deren mehrfacher Wiederholung oft keine Möglichkeit vorhanden war. Der Vergleich ergab in der Tat übereinstimmende Resultate (siehe Tab. I, II und XXIV). Schwache Konzentrationen von $MgCl_2$ wirkten wiederum unabhängig von $(NH_4)_2SO_4$ und modifizierten den spezifischen Effekt dieses letzteren nicht, so daß die Zuwüchse in schwachen Gemischen vollkommen mit der algebraischen Summe der Zuwüchse in den einfachen Lösungen beider Salze übereinstimmten. Starke Konzentrationen von $MgCl_2$ dagegen unterdrückten den Effekt des $(NH_4)_2SO_4$ derart stark, daß die Zuwüchse in gemischten Lösungen mit denjenigen in einfachen Lösungen von $MgCl_2$ übereinstimmten, d. h. ich nahm wiederum die volle Unterordnung konzentrierter Gemische unter unsere zweite Regel über das Zusammenwirken salzartiger Substanzen auf die Pflanze wahr.

Nachdem ich mich also von der Zuverlässigkeit der von mir angewandten Untersuchungsmethode überzeugt hatte, wandte ich mich der Untersuchung der Wirkung verschiedener Mengen Magnesiumchlorid auf eine stärkere Lösung von Ammoniumsulfat zu. Die Konzentration des letzteren von zirka 0,0025 N ergab sich als wenig befähigt, den Effekt auch nur kleiner Mengen von $MgCl_2$ zu unterdrücken, während ich die Absicht hegte, die ganze Kette der Wechselwirkungen zwischen beiden Salzen zu verfolgen: von der vollen Vorherrschaft in der gemischten Lösung der positiven Verbindung bis zur vollen Vorherrschaft der negativen. Es ist mir dieses in der Tat gelungen, und zwar in den Versuchen mit 0,01 N Ammoniumsulfat. Solch eine Lösung unterdrückt leicht den schädlichen Effekt aller schwächeren Lösungen von $MgCl_2$, von 0,0025 N an und schwächer. Umgekehrt gewannen um zehn Mal stärkere Konzentrationen von $MgCl_2$ (0,025 N und höher) ihrerseits die Oberhand in dem Gemische und neutralisierten voll und ganz die Wirkung des Ammoniumsalzes.

Tabelle XXV. Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4$ 0,01		$MgCl_2$			Gemisch		Abweichungen von d. Regel, mm	Differenzen d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
166	14	15,7	22,4	144	0,050	8,1	51	9,2	58	+ 1,1	— 16	74
167	14	15,7	22,4	144	0,0375	9,2	58	10,2	65	+ 1,0	— 19	84
168	14	15,7	22,4	144	0,025	10,65	69	11,5	73	+ 0,9	— 26	99
169	14	15,7	22,4	144	0,010	12,1	77	16,35	104	+ 4,2	— 7	111
170	14	15,7	22,4	144	0,0075	12,35	80	17,65	112	+ 5,3	— 4	116
171	14	15,7	22,4	144	0,005	14,15	90	19,05	121	+ 4,9	— 9	130
172	14	15,7	22,4	144	0,0025	14,1	90	22,0	140	+ 7,9	+ 10	130
173	14	15,7	22,4	144	0,00125	14,65	93	24,5	156	+ 9,9	+ 22	134
174	14	15,7	22,4	144	0,00075	14,55	92	24,25	154	+ 9,7	+ 21	133
175	14	15,7	22,4	144	0,0005	14,65	93	22,0	140	+ 7,4	+ 6	134
176	14	15,7	22,4	144	0,00025	14,0	90	22,1	141	+ 8,1	+ 11	130

Die beigefügte Tabelle der Experimente illustriert ausgezeichnet das Gesagte (Tabelle XXV). Wir ersehen aus derselben, daß in den schwachen Lösungen von $MgCl_2$ eine scharfe Vorherrschaft der faktischen Zuwüchse über die theoretischen wahrzunehmen ist, die bis zur Übereinstimmung der Zuwüchse in dem Gemisch mit denjenigen in den einfachen Lösungen von Ammoniumsulfat wächst; während in den starken Konzentrationen von $MgCl_2$ die Zuwüchse in dem Gemisch bei weitem nicht die theoretische Größe erreichten, indem sie mit den Zuwüchsen in der reinen Lösung dieses schädlichen Salzes übereinstimmten.

Ein derartiges Resultat der Versuche veranlaßte die Frage, ob es nicht vielleicht gelänge, gerade entgegengesetzte Modifikationen der Zuwüchse zu erhalten, wenn man sich bei permanenten Quantitäten von $MgCl_2$ verschiedener Mengen von Ammoniumsulfat bediente. In der neuen Serie der Versuche mit $MgCl_2$ 0,01 N und verschiedenen Dosen $(NH_4)_2SO_4$ ist es mir in der Tat gelungen, aufs neue beide Grenzen der Wechselwirkungen zwischen den Salzen zu konstatieren, und zwar ließ sich in den starken Konzentrationen — im Gegensatze zum vorhergehenden Falle — eine positive und in den schwachen eine negative Abweichung der faktischen Zuwüchse in dem Gemische von den theoretischen wahrnehmen, so daß die Gemische wiederum laut dem Effekte entweder nur des einen Ammoniumsalzes oder nur des einen Magnesiumsalzes der gemischten Lösung (Tab. XXVI) wirkten. Die volle Vorherrschaft der starken Konzentrationen von $(NH_4)_2SO_4$ war um so mehr lehrreich, als in starken Lösungen von Ammoniumsalzen stets eine Hemmung des Wachstums im Vergleiche zum Wachstum im Wasser beobachtet worden war; ich hatte es folglich mit Gemischen zweier schädlich wirkender Substanzen zu tun, welche sich meist unserer dritten Regel unterordnen, indem sie Effekte ergeben, welche der Wirkung des einen am meisten schädlichen Salzes entsprechen. Und da Ammoniumsalze gewöhnlich mehr dem Wachstume schaden als Magnesiumchlorid in hier angewandter Konzentration, so entspricht seine Vorherrschaft in gemischter Lösung tatsächlich den Anforderungen unserer dritten Regel.

Nun war mir noch die nähere Untersuchung des dritten Typus gemischter Lösungen übrig geblieben, in denen beide Verbindungen in übereinstimmenden, jedoch abwechselnden Konzentrationen vorhanden waren.

Die Untersuchung derartiger Gemische erforderte die Verwendung großen Fleißes, da die Wechselwirkung in den Lösungen mit äquivalenten Quantitäten von Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid bei Veränderung der Konzentration des Gemisches vielfachen Modifikationen unterworfen wurde, die man den zufälligen Abweichungen der Zuwüchse der einzelnen Kulturen hätte zuschreiben können. Um Zweifel solcher Art vorzubeugen, hielt ich es für notwendig, die Versuche mit einigen Konzentrationen mehrere Male zu wiederholen, wie es aus der Zusammenstellung der Daten in den Tabellen XXVII, XXVIII und XXIX zu ersehen ist.

Die Durchsicht der Tabellen führt zu folgenden Schlußfolgerungen.

In starken Konzentrationen der Gemische, sofern dieselben die Keimlinge nicht plasmolisierten, nahm das Magnesiumchlorid, als starker Schädiger, die vorherrschende Rolle auf sich; diese Vorherrschaft des $MgCl_2$ führte zu einiger Abschwächung der Schädlichkeit der gemischten Lösung, da das Ammoniumsulfat in entsprechenden starken Konzentrationen an und für sich das Wachstum hemmte. In der Konzentration von ca. 0,0375 N änderte sich das gegenseitige Verhältnis der Salze; das Ammoniumsulfat erhielt hier die Fähigkeit, das Wachstum positiv zu beeinflussen, und fing gleichzeitig an, auf die Pflanze derart energisch einzuwirken, daß die Zuwüchse in dem Gemische schon der algebraischen Summe der Zuwüchse in beiden einfachen Lösungen entsprachen; bei der weiteren Verdünnung des Gemisches, und zwar in der Konzentration der Salze von ca. 0,025 N, nahm das Ammonium scheinbar sogar das Übergewicht über das Magnesium. In drei von fünf Versuchen beobachtete ich eine bedeutende Abschwächung der Schädlichkeit der gemischten Lösung (+ 7; + 10; + 10), was nur durch die Vorherrschaft des positiven Salzes dem negativen

Tabelle XXVI. Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4$			$MgCl_2$ 0,01		Gemisch		Abweichungen von d. Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	mm	%	mm	%			
177	16	19,2	0,15	4,9	25	15,0	78	5,0	26	+ 0,1	+ 6	20
178	16	19,2	0,125	7,1	37	15,0	78	6,7	35	− 0,4	+ 6	29
179	16	19,2	0,10	9,5	49	15,0	78	8,6	44	− 0,9	+ 6	38
180	15	17,6		9,1	52	13,4	76	8,0	46	− 1,1	+ 6	40
181	16	19,2	0,075	10,1	74	15,0	78	13,1	68	− 1,0	+ 10	58
182	$15^1/_2$	18,4	0,05	17,45	94	14,2	77	$16,0_5$	87	+ 1,8	+ 14	73
183	16	19,2	0,0375	20,9	109	15,0	78	18,7	97	+ 3,7	+ 12	85
184	$15^1/_2$	18,4	0,025	24,45	$132,_5$	14,2	77	18,7	101	+ 4,5	− 1	102
185	15	17,6	0,01	25,2	143	13,4	76	17,5	99	+ 4,1	− 11	110
186	$14^1/_2$	18,5	0,005	25,0	140	14,4	80	$16,5_5$	92	+ 2,1	− 20	112
187	14	18,5	0,0025	23,4	127	15,5	84	16,0	86	+ 0,5	− 21	107
188	15	17,6	0,001	20.9	119	13,4	76	15,0	85	+ 1,6	− 5	90

Tabelle XXVII. Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	Konzentrationen der Salze	$(NH_4)_2SO_4$		$MgCl_2$		Gemisch		Abweichungen von d. Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
				mm	%	mm	%	mm	%			
189	$14^1/_2$	18,5	0,1	9,8	53	5,8	31	3,4	18	− 2,4	+ 2	16
190	$14^1/_2$	18,5	0,05	15,5	84	9,1	49	8,6	47	− 0,5	+ 6	41
191	$14^1/_2$	16,4		14,6	89	7,5	46	7,2	44	− 0,3	+ 3	41
192	15	17,5		15,6	89	7.0	40	8,05	46	+ 1,0	+ 10	36
193	$14^1/_2$	16,4	0,0375	17,9	109	8,9	54	9,8	59	+ 0,9	0	59
194	15	17,4		19,2	112	8,95	51	10,0	57	+ 1,1	0	57
195	$14^1/_2$	18,5	0,025	23,7	128	9,7	52	13,6	74	+ 3,9	+ 7	67
196	14	16,5		19,4	117	10,6	64	11,95	73	+ 1,3	− 2	75
197	$14^1/_2$	16,4		18,8	114	9,7	59	13,7	83	+ 4,0	+ 10	67
198	15	17,5		21,3	128	10,7	61	13,5	77	+ 2,8	− 1	78
199	16	17,8	0,020	23,25	131	10,9	62	14,6	83	+ 3,7	+ 2	81
200	$14^1/_2$	16,4	0,015	21,0	128	11,7	71	15,1	92	+ 3,4	− 9	101
201	14	16,5		23,05	139	11,75	71	15,7	95	+ 4,0	− 4	99

Tabelle XXVIII. Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100	Konzentrationen der Salze	$(NH_4)_2SO_4$		$MgCl_2$		Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz der fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemische, %
		mm		mm	%	mm	%	mm	%			
202	15	17,5	0,010	24,0	137	12,6	72	16,5	94	+ 3,9	— 5	99
203	14	16,5		22,4	136	12,2	74	14,55	88	+ 2,3	— 13	101
204	14	18,5		24,3	131	15,5	84	16,8	92	+ 1,3	— 18	110
205	14½	17,6		25,2	143	13,4	76	17,5	99	+ 4,1	— 11	110
206	15½	17,0	0,005	24,75	145	14,3	84	19,8	116	+ 5,5	— 6	122
207	15	17,4		24,1	138	15,15	87	21,0	120	+ 5,9	— 0	120
208	15	17,4	0,0025	24,2	139	14,15	81	18,65	107	+ 4,5	— 6	113
209	15	17,1		22,05	129	14,8	87	18,2	106	+ 3,4	— 6	112
210	14½	18,5	0,002	22,2	120	16,2	86	18,9	102	+ 2,7	— 1	103
211	16	17,8		23,15	131	13,85	78	18,3	104	+ 4,5	+ 2	102
212	14½	18,5	0,001	21,95	118	15,8	85	18,1	98	+ 2,3	— 2	100
213	16	17,4		19,55	112	17,35	99	18,95	109	+ 1,6	— 2	111

Tabelle XXIX. Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100	Konzentrationen der Salze	$(NH_4)_2SO_4$		$MgCl_2$		Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz der fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemische, %
		mm		mm	%	mm	%	mm	%			
214	15	17,0	0,1	8,5	50	4,6	27	2,8	17	+ 1,8	+ 4	13
215	15	17,0	0,05	15,7	92	7,95	47	8,2	48	+ 0,3	+ 5	43
216	15	16,9	0,0375	18,5	110	8,9	52	9,9	58	+ 1,0	+ 0	58
217	15	17,0	0,025	21,8	128	10,3	60	14,85	87	+ 4,5	+ 10	77
218	15	17,4	0,020	22,1	127	11,2	64	13,9	80	+ 2,7	— 1	81
219	15½	17,0	0,015	22,5	133	12,7	75	16,2	95	+ 3,5	— 6	101
220	15½	17,0	0,010	24,0	141	13,2	78	16,0	95	+ 2,8	— 15	110
221	15	17,0	0,00625	22,6	133	12,2	72	17,45	103	+ 5,2	— 3	106
222	15	17,0	0,003125	22,0	130	13,0	77	17,2	101	+ 4,2	— 5	106
223	15	17,0	0,00156	18,75	110	15,6	91	17,45	101	+ 1,8	+ 1	100
224	15	17,0	0,000781	18,23	107	15,45	90	16,85	99	+ 1,4	+ 2	97
225	15	17,0	0,00039	17,3	102	14,9	88	17,0	100	+ 2,1	+ 9	91

gegenüber zu erklären ist, da kein Grund vorliegt, an der Glaubwürdigkeit der Daten zu zweifeln. Die Vorherrschaft des Ammoniumsalzes schwand indessen bald; schon in der Konzentration von 0,02 N wurde eine vollkommen unabhängige Wirkung beider Substanzen beobachtet, und in den Konzentrationen von 0,015—0,005 N gewann das Magnesiumchlorid aufs neue die Oberhand und erhöhte bedeutend die schädliche Wirkung des Gemisches auf die Pflanze. Alle Experimente zeigen übereinstimmend, daß in der Lösung von zirka 0,01 N die faktischen Zuwüchse bedeutend niedriger als die theoretischen waren; und dieses ist nur durch die Unterdrückung des positiven Effektes des Ammoniumsulfates durch das schädliche Salz zu erklären möglich. Bei der weiteren Verdünnung des Gemisches schwand wiederum die Vorherrschaft des Magnesiums; in sehr schwachen Gemischen ist es sogar wiederholt gelungen, aufs neue eine erhöhte Aktivität des Ammoniumsulfates zu beobachten.

Es ist somit gelungen, für äquivalente Gemische beider Verbindungen ein ziemlich kompliziertes Bild der Wechselwirkungen zu konstatieren. In den Lösungen von 0,1 bis 0,0004 N beobachtete ich einen zweimaligen Übergang der Vorherrschaft vom Magnesiumchlorid zum Ammoniumsulfat und drei verschiedene Konzentrationen mit kompensierter Wirkung der Komponenten des Gemisches auf die Pflanze.

Dieses Resultat der Versuche halte ich für wichtig zur Lösung der Frage über die Wechselwirkungen zwischen den Ionen in einfachen Lösungen. In den verschiedenen Konzentrationen salzartiger Substanzen wird das quantitative Verhältnis der Ionen entgegengesetzter Ladung zueinander, wie bekannt, keinerlei Modifikationen unterworfen und dieses könnte Veranlassung geben zur Behauptung, daß der Charakter der Wechselbeziehungen zwischen den Kationen und Anionen selbst unverändert bleibe. Wir wissen jetzt, daß mit den Veränderungen der Konzentrationen der Lösungen zugleich wesentliche Störungen des physiologischen Gleichgewichtes der dieselben bildenden Ionen zu erwarten sind, und dieses muß wiederum wesentliche Störungen in der allmählichen Veränderung der Zuwüchse in den Lösungen hervorrufen.

Zur anschaulicheren Darstellung der Resultate der oben beschriebenen Versuche bediente ich mich ebenfalls der graphischen Methode. Die Daten der Tabellen XXV, XXVI und XXIX habe ich auf die hier beigefügten Graphen 1, 2 und 3 übertragen, mit deren Hilfe es ohne Mühe gelingt, sich in dem Charakter der Wirkung aller oben untersuchten Gemische von Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid zu orientieren.

Bei der Durchsicht dieser Graphen ist nicht außer acht zu lassen, daß dieselben kombinierte Graphen der Zuwüchse in den Lösungen sowohl der einzelnen Salze als auch der Gemische derselben darstellen. Die Graphen wurden laut folgenden Regeln zusammengestellt.

Zur Bestimmung der Aufführungspunkte der Ordinaten, auf welche in Prozenten die Größen der Zuwüchse in verschiedenen Lösungen aufgetragen wurden, wurden auf der Axe der Abszissen die Konzentrationen der einfachen Lösungen beider Salze aufgetragen, und zwar wurden im Falle wechselnder Konzentrationen einer Verbindung dieselben auf Entfernungen proportinal den Differenzen der aufeinander folgenden Konzentrationen disponiert; im Falle unveränderlicher Konzentrationen einer Verbindung jedoch wurden zur Aufführung der Ordinaten dieselben Punkte benutzt, welche den verschiedenen Konzentrationen des wechselnden Salzes entsprachen. Ebenso wurden die Ordinaten für die Zuwüchse im Wasser, in gemischten Lösungen und für den theoretischen Zuwachs in dem Gemische den Punkten der Konzentrationen des einen wechselnden Salzes entsprechend disponiert. Die oberen Enden der abgesteckten Ordinaten wurden miteinander durch Linien verbunden zur Bestimmung des Charakters des Wachstums in den dazwischen liegenden nicht untersuchten Konzentrationen. Die Verbindungslinien wurden für die Zuwüchse im Wasser, in einfachen Lösungen, in gemischten Lösungen und für den theoretischen Zuwachs in Gemischen in verschiedener Weise ausgeführt. Es ist ohne besondere Erläuterungen verständlich, daß die Abstände zwischen den Linien der faktischen und theoretischen Zuwüchse, die durch die Auflegung der Graphen aufeinander entstehen, eben den in den Tabellen angeführten Differenzen der faktischen und theoretischen Zuwüchse entsprechen. Nach dem Auflegen der Graphen aufeinander schraffierte ich diese Abstände entweder mit dem Zeichen „plus“ (+), wenn die faktischen Zuwüchse die theoretischen übertrafen, oder mit dem Zeichen „minus“ —, wenn die umgekehrte Disposition der Linien vorlag, und die faktischen Zuwüchse den theoretischen an Größe nachstanden. Auf diesem Wege ist es gelungen, den oben beschriebenen Charakter der Wechselwirkungen zwischen den Substanzen der Gemische ziemlich relief auf den Graphen wiederzugeben, umsomehr, als es in allen Fällen der Zusammentreffung oder bedeutenden Annäherung der Linien der faktischen und theoretischen Zuwüchse sogleich möglich war, die Momente der unabhängigen Wirkung der Salze zu erkennen und den Bestand der entsprechenden kompensierten Lösungen zu bestimmen.

Um der unnötigen Anhäufung der Daten auf den Graphen aus dem Wege zu gehen, kombinierte ich durch Auflegen aufeinander nur diejenigen einzelnen Graphen der Zuwüchse in einfachen und gemischten Lösungen, welche gleichzeitigen Versuchen entsprachen.

Das Studium der beigelegten Graphen läßt einige, nach meiner Ansicht sehr wesentliche Schlußfolgerungen über die Wirkung salzartiger Substanzen auf die Pflanze ziehen.

In schwachen Konzentrationen verschiedener Verbindungen ist schon im voraus eine so bedeutende Abschwächung der Effekte der dieselben bildenden Ionen zu erwarten, daß die Lösung der Salze, ihrer Wirkung auf die Pflanze nach, sich von reinem Wasser nicht unterscheiden wird. Es ist jedoch notwendig, stets im Auge zu behalten, daß eine derartige physiologische Neutralität der Lösungen auch einen ganz anderen Ursprung haben kann.

In der vorhergehenden Darlegung haben wir gesehen, daß die Kationen und Anionen der Mehrheit der salzartigen Substanzen eine entgegengesetzte Wirkung auf die Pflanze ausüben. So ist es schwer, die positive Wirkung der HCl, HNO_3, H_2SO_4, $H_2C_2O_4$, HCNS, $H_2C_2O_4$ und H_3PO_4, infolge der zweifellosen Toxizität des Kations H, anders zu erklären, als durch die Voraussetzung einer Befähigung der Anionen dieser Säuren zur Erhöhung der Wachstumsenergie der Hypokotyle von *Helianthus annuus*. Zu gunsten dieser Voraussetzung sprachen auch alle Versuche mit Gemischen verschiedener Säuren und Ammoniumlauge. Die Ammoniumsalze ergaben gewöhnlich bedeutendere positive Effekte als die Ammoniumlauge, und die Beseitigung des Kationes H verminderte keineswegs die positiven Effekte von Seiten des Säurekomponenten der Gemische. Die Erhöhung des Wachstums durch Ammonium- und Kalilauge weist scheinbar darauf hin, daß auch der Anion OH befähigt ist, das Wachstum positiv zu beeinflussen. Die Aufklärung des Charakters der physiologischen Wirkung dieses Anions begegnete übrigens ernsten Schwierigkeiten infolge der Ausscheidung durch die lebenden Objekte der CO_2, in deren Gegenwart die Konzentration der Anionen OH jähen Änderungen unterworfen wurde. Andererseits zeigten die Versuche mit Lösungen verschiedener Laugen und Salze der Alkali-, Erdalkali- und Schwermetalle zweifelsohne, daß die Kationen Cs, Rb, Na, Li, Mg, Ca, Sr, Ba, Co, Ni, Al, Pb, Zn und Hg eine derart stark deprimierende Wirkung auf den Gang des Wachstumes ausübten, daß in ihrer Gegenwart die positiven Effekte aller untersuchten Anionen verschwanden. Eine schwächere toxische Wirkung wurde nur bei dem Kationen K beobachtet, doch wird man ihn dem Anscheine nach, wie etwas weiter unten gezeigt werden wird, zu den übrigen schädlich wirkenden Kationen zuzählen müssen.

Die Versuche haben somit, wenn man das eigenartige Verhalten des Kationen NH_4 außer acht läßt, einen vollen Gegensatz zwischen den physiologischen Wirkungen der Ionen verschiedener Ladung offenbart: die Kationen erscheinen dem Anscheine nach als typische Paralisatoren des Wachstums, während die Anionen die Eigenschaft besitzen, denselben Prozeß zu fördern. In den Fällen einer mehr oder weniger unabhängigen Wirkung der beiden Gruppen von Ionen kann man daher eine solche Kompensation der positiven Effekte durch die negativen erwarten, daß die Lösungen salzartiger Substanzen im Vergleiche zum Wasser ihre Wirkung auf die Pflanze nicht zum Vorscheine bringen werden, obgleich die salzbildenden Ionen ihre ganze Aktivität zur Reizung des Protoplasten anwenden.

Zweifellose Beispiele solcher verdeckten Wirkung der Salze geben die oben untersuchten Gemische aus Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid.

Wie aus der Graphe der Zuwüchse in den Lösungen äquivalenter Mengen beider Substanzeu zu ersehen ist, erhöhte sich die

Aktivität jedes Salzes nach Maßgabe der Erhöhung der Konzentrationen von 0,004 bis 0,01 N sehr schnell, während die gemischte Lösung unveränderlich seine Neutralität bewahrte und sich seiner Wirkung nach von reinem Wasser nicht unterschied (Graphe 3). Diese Beobachtung könnte ich mit einer ganzen Reihe anderer Versuche mit analogen Gemischen aus $(NH_4)_2So_4 + MgCl_2$ bekräftigen. In Lösungen mit beständigen Mengen von Magnesiumchlorid wurden die Gemische physiologisch neutral nur bei Anwesenheit mehr oder minder bedeutender Mengen von Ammoniumsulfat, wobei der Effekt des $MgCl_2$ — in der Konzentration 0,01 N, mit gleichem Erfolge durch alle Konzentrationen des $(NH_4)_2SO_4$ von 0,01 bis 0,025 N inklusive neutralisiert wurde. Die Graphe 2 gibt für diese Erscheinung eine vollständig genügende Erklärung. In allen stärkeren Lösungen des Ammoniumsulfates wurde eine derart starke Abnahme der Zuwüchse proportional der Erhöhung der Konzentration beobachtet, daß kein Grund vorliegt, von solchen Lösungen eine Neutralisation des schädlichen Effektes des Magnesiumchlorids, resp. eine Bildung physiologisch-neutraler Gemische zu erwarten. Umgekehrt wurde in allen Konzentrationen des Ammoniumsulfates von 0,025 bis 0,01 N eine fast gleiche und sehr starke Erhöhung der Energie des Wachstums der Hypokotyle beobachtet, sodaß die Aufhebung eines bestimmten negativen Effektes des Magnesiumchlorids als vollkommen verständlich erscheint. Ich halte es für wichtig, ebenso auf den Umstand hinzuweisen, daß die Aufhebung der positiven Effekte des einen Salzes durch die negativen Effekte des anderen eben unter den Bedingungen einer am meisten unabhängigen Wirkung beider Verbindungen auf die Pflanze beobachtet wurde. Dieses ist aus allen Graphen bei der Betrachtung der Wechselbeziehungen zwischen den Kurven der faktischen und theoretischen Zuwüchse in Gemischen deutlich zu ersehen. In den Momenten der Bildung inaktiver Gemische trafen beide Kategorien der Kurven fast zusammen, während bei den Modifikationen der Wachstumsenergie eine jähe Unterdrückung des Effektes des einen der Salze beobachtet wurde. Inaktive Lösungen entstanden folglich durch die energischste unabhängige Wirkung ihrer Komponenten auf das Plasma der Pflanze.

Auf Grund der erwähnten Beobachtungen halte ich es für vollkommen wahrscheinlich, daß der entgegengesetzte Charakter der Kationen und Anionen ebenso in einfachen Lösungen die Bildung inaktiver Konzentrationen fördern wird. Auf jeden Fall muß die wissenschaftliche Erklärung des Wachstumsganges in verschiedenen Konzentrationen salzartiger Substanzen mit der Möglichkeit einer vorzeitigen Verschwindung der Effekte infolge entgegengesetzter Wirkung der Ionen rechnen.

Bei der Betrachtung der Graphen ist Obacht zu geben auf den unregelmäßigen Charakter der Wachstumskurven sowohl in gemischten, als auch in einfachen Lösungen salzartiger Substanzen verschiedener Konzentrationen. Und zwar hat es sich aus den Versuchen zweifelsohne ergeben, daß man auf eine Erhaltung solcher Konzentrationskurven, welche in ihrem ganzen Verlaufe bestimmten mathematischen Anforderungen entsprächen, nicht zu hoffen ist, obgleich es a priori auch sehr wahrscheinlich erscheint, daß die Abhängigkeit der Energie der Reizung von der Menge des Reizstoffes einem bestimmten Gesetze, ausgedrückt durch diese oder jene Formel, untergeordnet sein muß. Die in der Tat beobachteten Kurven entsprechen dieser Bedingung jedoch nicht. So nähert sich zum Beispiel die Kurve des $(NH_4)_2SO_4$ an ihrem Anfange, d. h. in starken Konzentrationen von 0,15 bis 0,025 N, der geraden Linie, weiter jedoch hebt sie sich und fällt ziemlich unregelmäßig nach dem Typus der Kurven einer anderen Ordnung (Graphen 2 und 3). Unregelmäßig wird das Tempo des Wachstums auch durch die verschiedenen Konzentrationen des $MgCl_2$ modifiziert. In schwachen Lösungen beobachtete ich wiederholt eine Verzögerung in der Abschwächung der schädlichen Wirkung, so daß nicht selten schwächere Lösungen eine bedeutendere Hemmung des Wachstums hervorriefen als die nächsten höheren Konzentrationen desselben schädlichen Salzes (Graph. 1 und 3). Ein derartiger Wechsel der Effekte in schwachen Lösungen negativ wirkender Salze kann dem Anscheine nach sogar als typisch für diese Kategorie von Verbindungen gelten. Sowohl in meinen eigenen Versuchen, als auch in den Versuchen meiner Mitarbeiter hatten wir oft Gelegenheit, diese Erscheinung der Zunahme der Schädlichkeit schwacher Lösungen zu beobachten. Als Beispiel führe ich aus den Versuchen des Herrn Sarandinaki folgende Tabelle der Zuwüchse in aufeinander folgenden Konzentrationen des Na_2SO_4 an:

Helianthus annuus.
Zuwüchse in % nach 18 Stunden bei 21° C.
Na_2SO_4.

Konzentrationen	Versuche									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0,001 N	104	97	94	94	90	92	96	99	99	98
0,0005 N	89	95	91	89	89	91	92	84	91	96
0,0001 N	—	—	—	96	90	98	108	92	100	106

Der eigenartige Verlauf der Wachstumskurven in einfachen Lösungen kann nach meiner Ansicht als neuer indirekter Beweis der von mir vermuteten Erscheinung einer zweiseitigen Neutralisation der entgegengesetzten Effekte der Kationen und Anionen, sowie der früher ausführlich erörterten Befähigung einzelner Kationen und Anionen zur Aufhebung der Effekte der anderen Ionen der Lösungen dienen. Die Voraussetzung von dem Vorhandensein dieser komplizierten Wechselbeziehungen zwischen den Kationen und Anionen salzartiger Substanzen erklärt sehr einfach die Entstehung der Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Kurven. Die teilweise Unterdrückung der Effekte etlicher Ionen unter dem vorherrschenden Einflusse der anderen, sowie die wechselseitige Neutralisation der Effekte entgegengesetzter Ionen müssen natürlich unregelmäßige Abänderungen der Zuwüchse beim Wechsel der Konzentrationen hervorrufen, besonders wenn der Charakter der Wechselbeziehungen zwischen den Kationen und Anionen selbst Veränderungen unterworfen ist. Jedenfalls werden die Anomalien der Wachstumskurven in gemischten Lösungen voll und ganz durch ähnliche Wechselbeziehungen zwischen ihren Komponenten verursacht. Dieses geht aus den angeführten Tabellen und graphischen Tafeln zu deutlich hervor, als daß es notwendig wäre, hier wiederum zur Frage über die Wechselwirkungen zwischen beiden Salzen zurückzukehren. Ich weise nur auf das merkwürdige Zusammentreffen hin, daß die Kurven in Gemischen, ähnlich den Kurven in einfachen Lösungen, ebenfalls bald Sprünge in aufeinanderfolgenden Konzentrationen (Graph. 3), bald ein Zusammenfallen mit der geraden Linie (Graph. 1 und 3), bald eine Depression in Verbindung mit der Verdünnung der Lösungen (Graph. 2) zeigten.

Mit Hilfe der oben erwähnten Tatsachen und Erwägungen ist es, meiner Meinung nach, möglich, auch jene eigentümlichen Wachstumserscheinungen genügend zu erklären, welche in Lösungen der Kaliumsalze beobachtet wurden.

Die Kaliumsalze rufen oft, zum Unterschiede von den Salzen anderer Metalle, eine gewisse Zunahme des Wachstums hervor. Dieser Umstand könnte Veranlassung geben zur Behauptung, daß der Kation K befähigt sei, das Wachstum zu fördern, ohne denselben Antagonismus zu den Anionen zu offenbaren, wie die große Mehrheit der anderen Kationen. Die Erhöhung des Wachstums zeigte sich jedoch nur in Lösungen des Kaliummonophosphates stark, während das Diphosphat und die Kaliumsalze anderer Säuren schon nur eine verhältnismäßig schwache Verstärkung dieses Prozesses hervorriefen, und zudem lange nicht unter allen Bedingungen ihrer Wirkung auf die Pflanze. Dergleichen Verschiedenheiten würden schwer zu verstehen sein, wenn man dem Kationen die Fähigkeit, das Wachstum zu fördern, zuschreiben wollte, denn dann würden wir in Salzen, deren Anionen das Wachstum fördern, überhaupt keine negativen Resultate wahrnehmen, und zudem würden die positiven Resultate in Lösungen verschiedener Salze dann auch energischer und gleichmäßiger zu Tage treten. In den Fällen der Hemmung des Wachstums durch Kaliumsalze wurde außerdem dieselbe Zunahme der schädlichen Wirkung mit der Verdünnung der Lösung beobachtet, auf welche oben bei Salzen mit wissentlich schädlichen Kationen ($MgCl_2$ und Na_2SO_4) hingewiesen wurde, und welche sich leicht durch die Voraussetzung der Vorherrschaft in schwachen Konzentrationen der Kationen über die Anionen erklären läßt. Die Untersuchung der vereinten Wirkung eines Ammoniumsalzes mit Kaliumverbindungen führt wiederum zu der Folgerung, daß wir es in Lösungen der letzteren mit entgegengesetzten

Einflüssen der Kationen und Anionen auf die Keimlinge zu tun haben. In der vorhergehenden Abhandlung wurde schon dargelegt, daß die Summierung der Effekte zweier entgegengesetzt wirkender Salze vorzugsweise in schwachen Konzentrationen beider Verbindungen beobachtet wurde, wo allem Anscheine nach die unabhängige Wirkung der Anionen des Gemisches am meisten gesichert ist. In den neuen Versuchen mit KH_2PO_4, KBr und KJ ist es in der Tat gelungen, den erwähnten Umstand gänzlich bestätigt zu finden, wie aus den Tabellen XXX und XXXI zu ersehen ist. Es ist jedoch notwendig, zu bemerken, daß die die Grenzen der Wirkung

Tabelle XXX. Ammoniumsulfat und Kaliumphosphat.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100	Konzentrationen der Salze	$(NH_4)_2SO_4$		KH_2PO_4		Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
		mm		mm	%	mm	%	mm	%			
226	15	17,2	0,05	15,4	90	16,8	97	14,0	81	— 1,4	— 6	87
227	15	17,2	0,0375	19,3	112	17,8	103	17,0	98	— 2,5	— 17	115
228	15	17,2	0,025	24,1	140	18,3	106	21,2	123	— 4,0	— 25	148
229	15	17,2	0,015	24,0	139	18,9	110	23,1	134	— 2,6	— 19	153
330	15	17,2	0,010	24,6	143	19,0	110	24,4	142	— 2,0	— 15	157
331	15	18,0	0,0075	24,6	137	19,8	110	24,7	138	— 1,7	— 13	151
332	15	17,2	0,0050	23,5	137	21,1	122	26,7	155	+ 0,3	— 9	164
333	15	17,2	0,0025	23,0	134	18,8	109	25,0	145	— 0,6	— 1	146
234	15	17,2	0,0020	22,7	126	18,4	103	23,3	130	+ 0,1	+ 0	130

Tabelle XXXI. Kaliumsalze und Ammoniumsulfat.
16 Stunden bei 21° C; H_2 = 17,1 = 100.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0016		Zweites Salz				Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemische, %
	mm	%	Salz	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
235	20,6	120	KBr	0,0032	18,2	106	19,9	116	— 1,8	— 11	127
236	20,6	120		0,0016	19,0	111	22,7	133	+ 0,2	+ 0	133
237	20,6	120		0,0008	18,1	106	23,3	136	+ 1,7	+ 9	127
238	20,6	120	KI	0,0032	17,3	101	19,2	112	— 1,6	— 9	121
239	20,6	120		0,0016	18,7	110	21,1	123	- 1,1	— 10	132
240	20,6	120		0,0008	18,6	109	22,4	131	+ 0,3	+ 0	131

Tabelle XXXII. Kaliumsalze und Ammoniumsulfat.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	$H_2O = 100$ bei 23° C; nach 16 Stunden mm	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0016		Zweites Salz				Gemisch		Abweichungen von d. Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
		mm	%	Salz	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
241	19,6	22,1	113	KBr	0,0100	17,7	90	20,4	104	+ 2,7	+ 2	102
242	19,6	22,1	113		0,0016	19,3	98	23,2	118	+ 3,5	+ 7	111
243	19,6	22,1	113		0,0008	19,3	98	23,5	120	+ 4,2	+ 9	111
244	19,6	22,1	113		0,0005	19,5	89	23,7	121	+ 4,2	+ 9	112
245	23,8	25,9	109	$K_2C_2O_4$	0,0062	21,4	90	24,8	104	+3,3	+ 6	98
246	23,8	25,9	109		0,0016	21,9	92	24,9	105	+3,0	+ 5	100
247	23,8	25,9	109		0,0008	21,2	99	26,1	110	+4,9	+13	97
248	23,8	25,9	109	KNO_3	0,0062	19,9	83	22,0	92	+2,1	+ 2	90
249	23,8	25,9	109		0,0016	22,8	96	24,5	103	+1,7	— 2	105
250	23,8	25,9	109		0,0008	20,0	84	26,4	111	+6,4	+19	92
251	19,6	22,1	113	KI	0,0100	15,5	79	16,2	82	+0,7	— 7	89
252	19,6	22,1	113		0,0016	16,2	82	17,8	91	+1,6	— 2	93
253	19,6	22,1	113		0,0008	19,5	99	23,7	121	+4,2	+ 9	112
254	19,6	22,1	113		0,0005	18,8	96	25,1	129	+6,3	+ 21	108

Tabelle XXXIII. Ammoniumsulfat und Natriumchlorid.

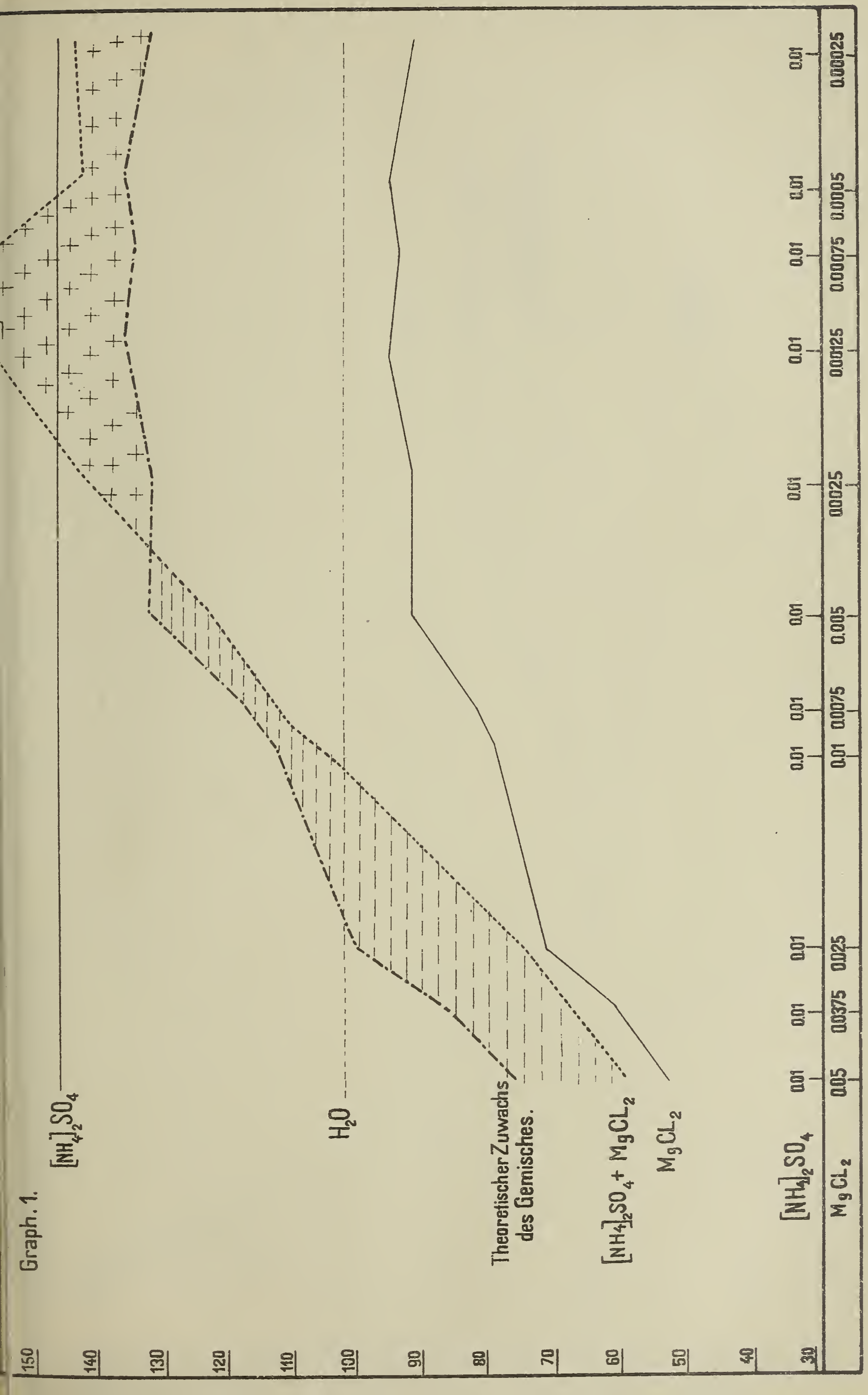
No. der Versuche nach der Reihenf.	$H_2O = 100$ nach 15 Stdn. mm	Konzentrationen beider Salze	$(NH_4)_2SO_4$ %	$NaCl_2$ %	Gemisch %	Abweichung von der Regel mm.	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theoret. Zuw. d. Gem., %
255	14,6	0,0500	103	59	55	— 0,5	— 6	61
256	19,0	0,0375	108	62	60	+ 2,5	— 7	67
257	18,6	0,0250	123	69	86	+ 3,2	+ 1	85
258	18,0	0,0100	135	82	120	+ 6,7	+ 9	111
259	21,5	0,005	140	85	113	+ 5,9	— 6	131
260	19,5	0,0025	132	99	142	+ 8,4	+11	131
261	18,0	0,0010	119	98	123	+ 4,6	+ 6	117

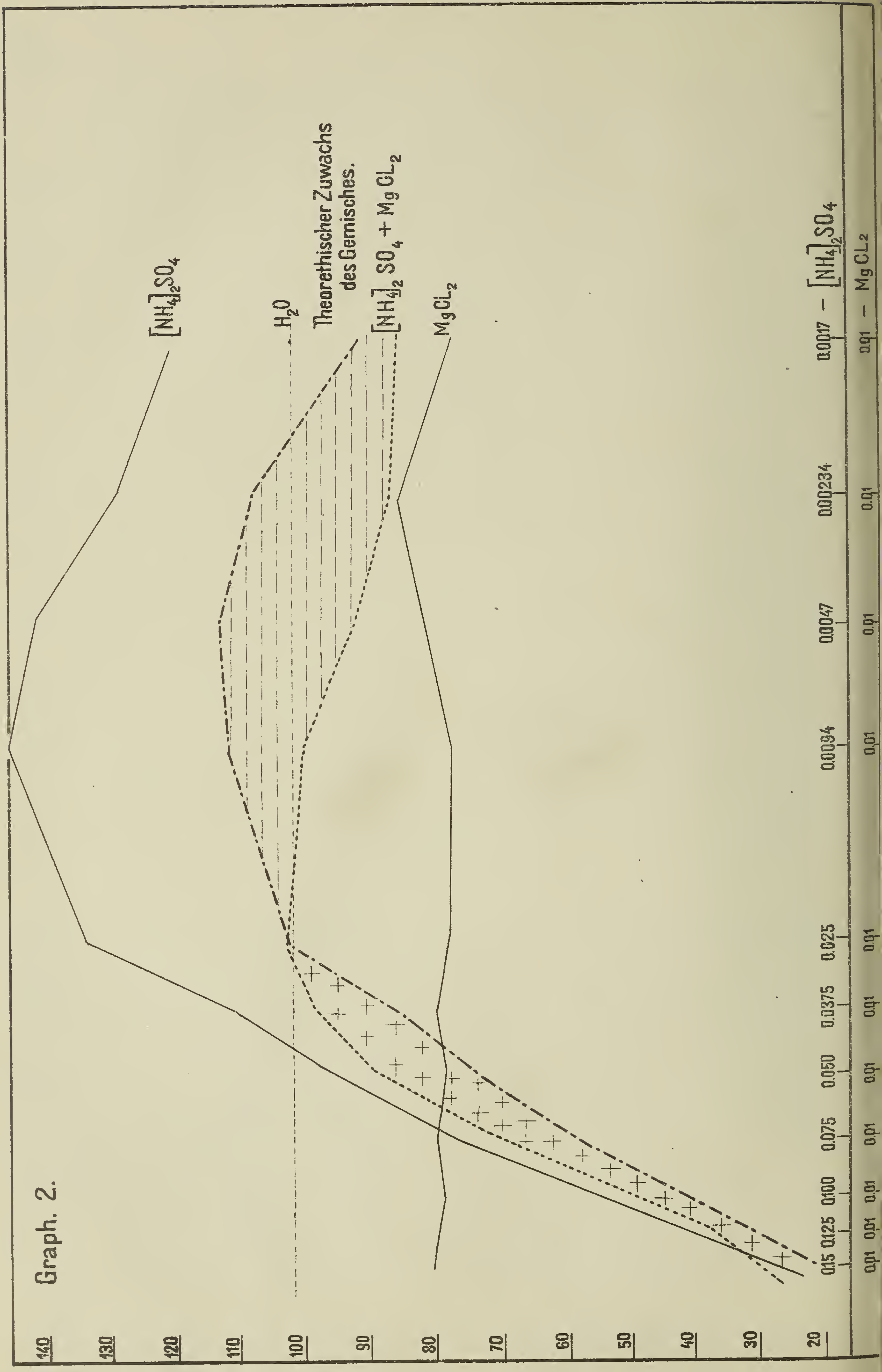
des Ammoniumsulfates übersteigenden positiven Effekte der Gemische auch in denjenigen Fällen beobachtet wurden, wenn die Kaliumsalze in einfacher Lösung das Wachstum unterdrückten. In der Tabelle XXXII sind einige von den Versuchen angeführt, in denen eine derartige Wirkung der Gemische zu Tage trat. Es stellt dieses jedoch nichts Ausnahmsweises vor. Ich weise auf die Versuche mit den Gemischen $(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ (Tab. XXV, Graph. 1), $(NH_4)_2SO_4 + KCl$ (Tab. IV) u. $(NH_4)_2SO_4 + NaCl_2$ (Tab. XXXIII) hin, wo in schwachen Lösungen ebenfalls die Effekte der Gemische den positiven Effekt des Ammoniumsalzes übertrafen, obgleich die entsprechenden Konzentrationen der zweiten Verbindung die Entwicklung der Hypokotyle hemmte. In schwachen Konzentrationen der Salze befinden sich die entgegengesetzt wirkenden Kationen und Anionen, dem Anscheine nach, in dem Zustande eines solchen instabilen Gleichgewichtes, so daß hier, je nach den Bedingungen, bald der Prozeß der Unterdrückung des Anionen durch den Kationen, bald umgekehrt, die Paralisation der Kationen durch die Anionen hervortritt. Im ersten Falle sehen wir eine verstärkte Verminderung des Wachstums durch schwächere Lösungen, im zweiten — positive Effekte der schwachen Konzentrationen.

Tabelle XXXIV. Magnesiumsulfat und Nickelchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100	$MgSO_4$ 0,0125		$NiCl_2$			Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. Gemische, %
		mm	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
262	14½	23,5	15,5	66	0,05	3,6	15	3,2	14	+ 0,4	+ 4	10
263	14½	23,5	15,5	66	0,0375	4,3	18	4,8	20	+ 0,5	+ 8	12
264	14½	23,5	15,5	66	0,025	4,9	21	5,1	22	+ 0,2	+ 8	14
265	14½	23,8	15,8	66	0,020	5,9	25	5,9	25	+ 0,0	+ 9	16
266	14½	23,8	15,8	66	0,015	6,5	27	7,8	33	+ 1,3	+ 15	18
267	14½	23,8	15,8	66	0,010	7,8	33	8,9	37	+ 1,1	+ 15	22
268	14½	19,6	15,3	78	0,005	9,5	48	13,4	68	+ 3,9	+ 31	37
269	14½	19,6	15,3	78	0,0025	12,0	62	15,2	78	+ 3,2	+ 30	48

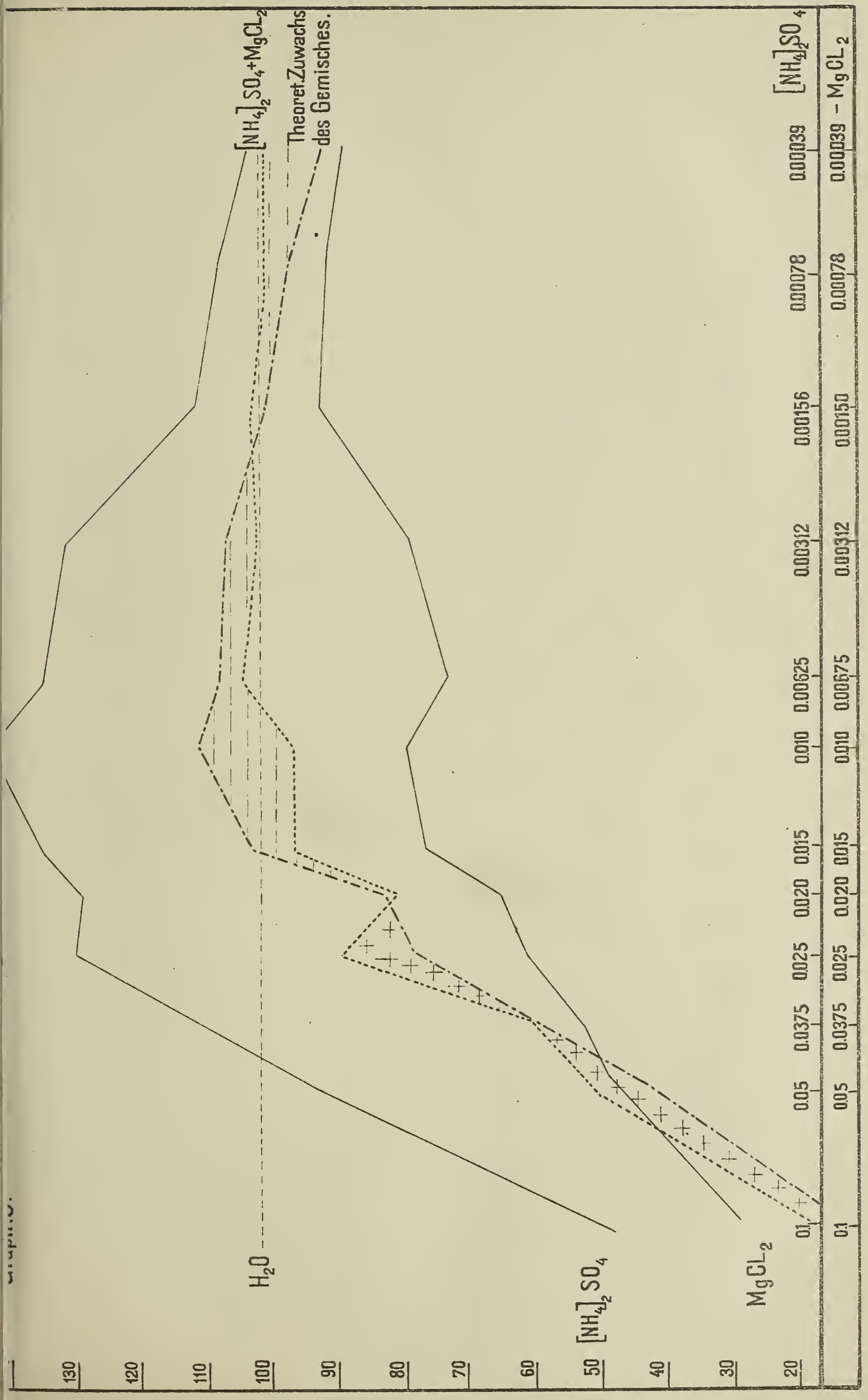
Die erhöhte Aktivität gemischter Lösungen erscheint von diesem Standpunkte aus um so mehr verständlich, als der Überschuß an positivwirkenden Ionen in der Lösung hier natürlich leicht die Paralisation der schädlich wirkenden Kationen fördern kann, im Einklange mit dem früher festgesetzten Zusammenhange der Paralisationserscheinungen mit der Menge der in der Lösung vorherrschenden Ionen. Es ist möglich, daß in Gemischen anderer Salze eine derartige Befreiung der Anionen oder Kationen aus der Macht eines des anderen auch in Lösungen stärkerer Konzentrationen vor sich geht. Dann werden die Effekte der Gemische na-


Graph. 1.
150
140
130
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
$[NH_4]_2SO_4$
H_2O
Theoretischer Zuwachs des Gemisches.
$[NH_4]_2SO_4 + MgCL_2$
$MgCL_2$
$[NH_4]_2SO_4$
$MgCL_2$
0.01 0.05
0.01 0.0375
0.01 0.025
0.01 0.01
0.01 0.0075
0.01 0.005
0.01 0.0025
0.01 0.00125
0.01 0.00075
0.01 0.0005
0.01 0.00025

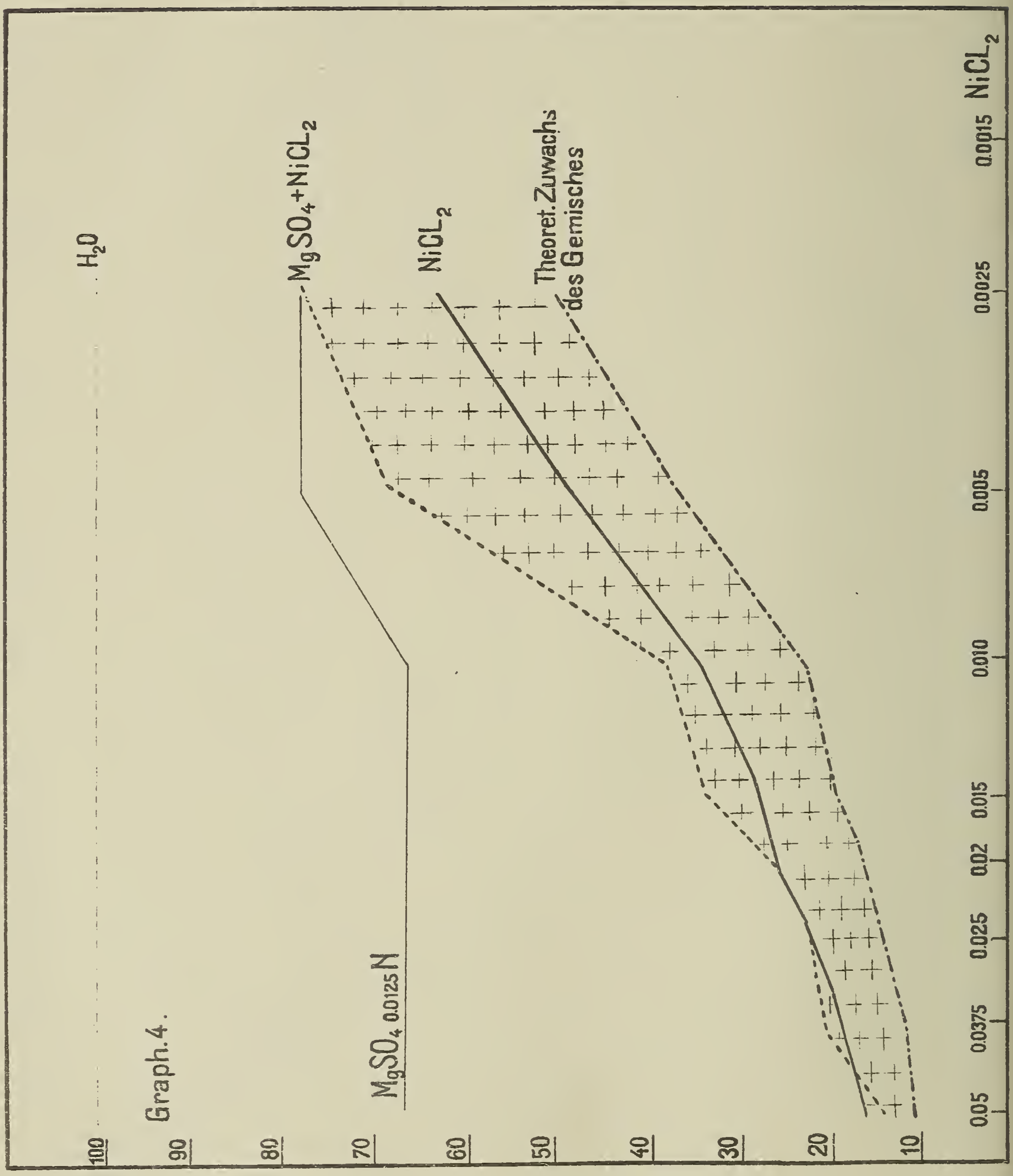


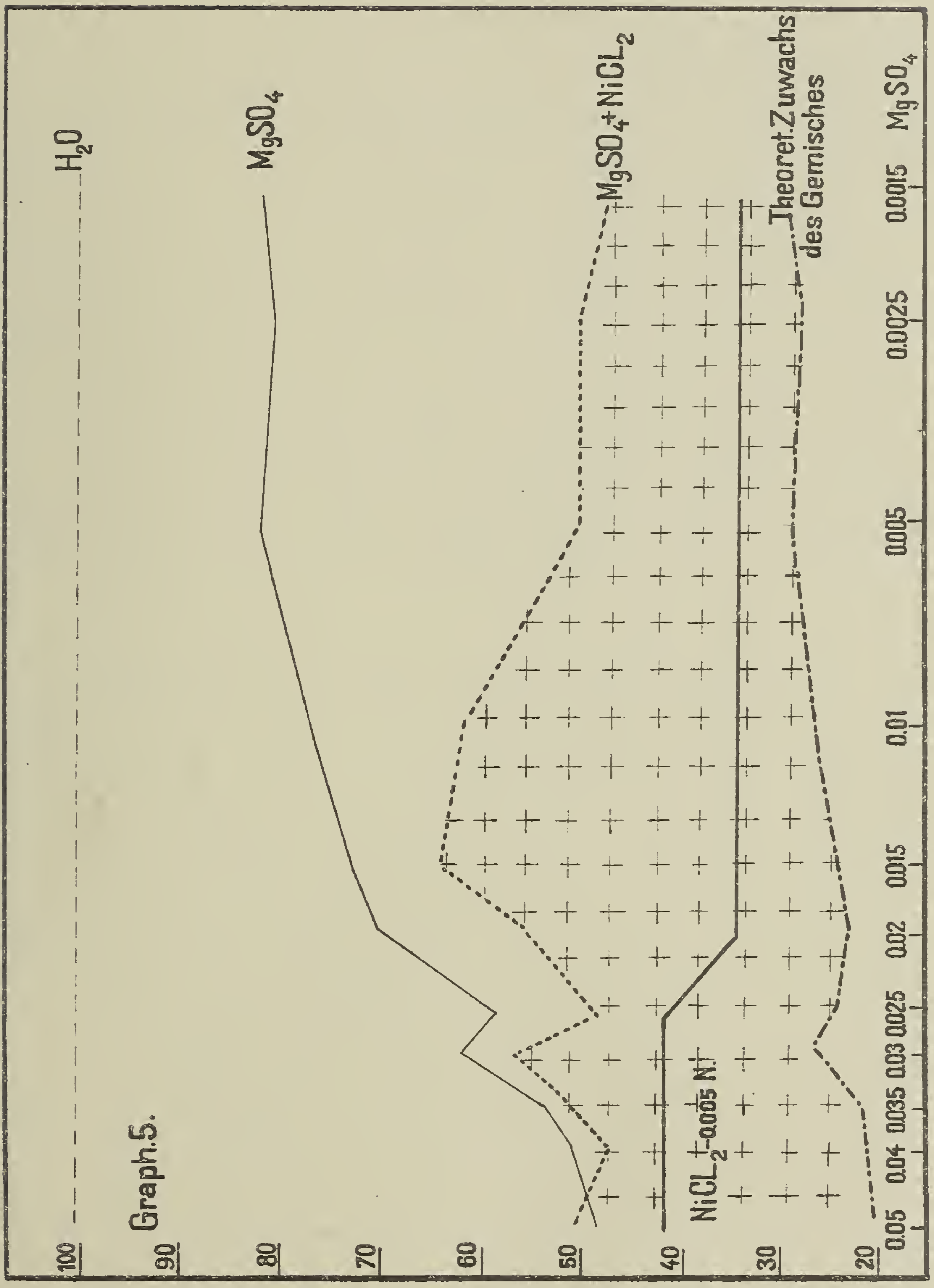
Graph. 2.

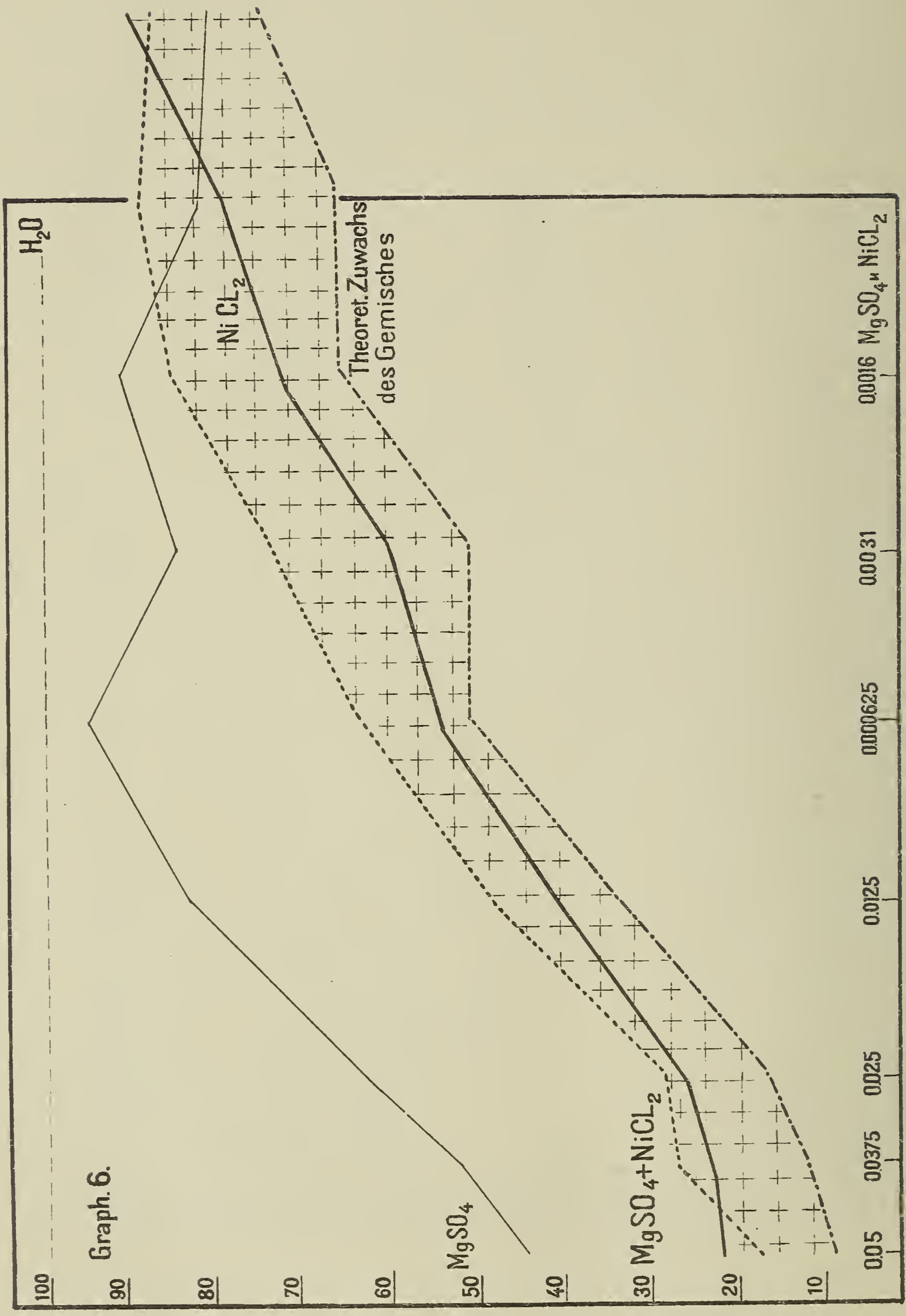
$[NH_4]_2SO_4$
H_2O
Theorethischer Zuwachs des Gemisches.
$[NH_4]_2\ SO_4 + Mg\ CL_2$
$Mg\ CL_2$
140
130
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
0.15
0.125
0.100
0.075
0.050
0.0375
0.025
0.0094
0.0047
0.00234
0.0017 — $[NH_4]_2SO_4$
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01
0.01 — $Mg\ CL_2$


Graph. 5.

$[NH_4]_2SO_4+MgCL_2$
Theoret. Zuwachs des Gemisches.
H_2O
$[NH_4]_2SO_4$
$MgCL_2$
130
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
0.1
0.05
0.0375
0.025
0.020
0.015
0.010
0.00625
0.00312
0.00156
0.00078
0.00039
$[NH_4]_2SO_4$
0.1
0.05
0.0375
0.025
0.020
0.015
0.010
0.00675
0.00312
0.00150
0.00078
0.00039 – $MgCL_2$


Graph. 4.
H₂O
MgSO₄+NiCL₂
NiCL₂
Theoret. Zuwachs des Gemisches
MgSO₄ 0.0125 N
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0.05
0.0375
0.025
0.02
0.015
0.010
0.005
0.0025
0.0015 NiCL₂


Graph.5.
H₂O
MgSO₄
MgSO₄+NiCL₂
Theoret. Zuwachs des Gemisches
NiCL₂-0.005 N.
100
90
80
70
60
50
40
30
20
0.05
0.04
0.035
0.03
0.025
0.02
0.015
0.01
0.005
0.0025
0.0015
MgSO₄


Graph. 6.
H_2O
$NiCL_2$
Theoret. Zuwachs des Gemisches
$MgSO_4$
$MgSO_4+NiCL_2$
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0.05
0.0375
0.025
0.0125
0.000625
0.0031
0.0016 $MgSO_4$" $NiCL_2$

türlich, den Effekten der einfachen Lösungen nicht so entsprechen, wie es in der großen Mehrheit unserer Versuche mit der Sonnenblume beobachtet wurde.

Tabelle XXXV. Magnesiumsulfat und Nickelchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100 mm	Konzentrationen der Salze	$MgSO_4$		$NiCl_2$		Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemische, %
				mm	%	mm	%	mm	%			
270	14½	18,1	0,05	7,9	44	3,8	21	3,3	18	+ 0,5	+ 9	9
271	14½	18,1	0,0375	9,2	52	4,1	23	4,8	27	+ 0,7	+ 15	12
272	14½	18,1	0,025	11,4	63	4,7	26	5,1	28	+ 0,4	+ 12	16
273	14½	20,1	0,0125	16,6	83	8,2	41	9,8	49	+ 1,6	+ 15	34
274	14½	20,1	0,00625	19,2	95	11,0	55	12,9	64	+ 1,9	+ 12	52
275	14½	20,1	0,00312	17,0	85	12,3	61	15,1	75	+ 2,8	+ 23	52
276	14½	22,1	0,00516	20,4	92	16,1	73	19,1	86	+ 3,0	+ 19	67
277	14½	22,1	0,00078	18,2	82	17,7	80	19,9	90	+ 2,2	+ 24	66
278	14½	22,1	0,00039	18,4	83	19,9	90	19,5	88	+ 1,1	+ 23	75

Tabelle XXXVI. Magnesiumsulfat und Nickelchlorid.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	H_2O = 100 mm	$MgSO_4$			$NiCl_2$ 0,005		Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	mm	%	mm	%			
279	14½	20,2	0,05	9,7	48	8,4	42	10,1	50	+ 1,7	+ 30	20
280	14½	20,2	0,04	10,1	50	8,4	42	9,5	47	+ 1,1	+ 26	21
281	14½	20,2	0,035	10,7	53	8,4	42	10,2	51	+ 1,8	+ 29	22
282	14½	20,2	0,030	12,5	62	8,4	42	11,6	57	+ 3,2	+ 31	26
283	14½	20,2	0,025	11,7	58	8,4	42	9,9	49	+ 1,5	+ 25	24
284	14½	17,7	0,020	12,3	69	6,0	34	9,8	55	+ 3,8	+ 22	23
285	14½	17,7	0,015	12,7	72	6,0	34	11,3	64	+ 5,3	+ 40	24
286	14½	17,7	0,010	13,4	76	6.0	34	10,0	57	+ 4,0	+ 31	26
287	14½	17,7	0,005	14,5	82	6,0	34	8,9	50	+ 2,9	+ 22	28
288	14½	17,7	0,0025	14,2	80	6,0	34	8,8	50	+ 2,8	+ 23	27
289	14½	17,7	0,0015	14,3	81	6,0	34	8,5	48	+ 2,5	+ 20	28

Jetzt will ich auf die Resultate einer eingehenden Untersuchung eines Paares schädlich wirkender Salze näher eingehen.

Dieselbe wurde unter meiner Leitung von Herrn Friesen ausgeführt, und zwar nach dem Vorbilde der oben beschriebenen Versuche mit einem Paare entgegengesetzt wirkender Substanzen.

Die Resultate dieser Versuche sind in den Tabellen XXXIV, XXXV und XXXVI sowie in den Graphen 4, 5 und 6 zusammengestellt. Aus der Tabelle XXXIV ersehen wir, daß in Gemischen mit gleichbleibenden Mengen des Magnesiumsulfates und wechselnden Dosen des Nickelchlorides eine Übereinstimmung der Zuwüchse entweder mit den Zuwüchsen in einfacher Lösung des $NiCl_2$, wenn letzteres in dem Gemische vorherrschte, oder mit den Zuwüchsen in der Lösung des $MgSO_4$, falls die Konzentration des $NiCl_2$ bis zu 0,0025 N vermindert wurde, beobachtet wurde. Ein derartiges Resultat der Experimente würde an die oben beschriebenen Fälle des allmählichen Überganges der Vorherrschaft von einem Komponenten des Gemisches zu dem anderen vollkommen erinnern, wenn die Zuwüchse in mittleren Gemischen aus $MgSO_4$ und mittleren Mengen $NiCl_2$ der unabhängigen Wirkung beider Salze entsprächen und ihrer Größe nach mit den theoretischen Zuwüchsen übereinstimmten. In diesen mittleren Lösungen wurde jedoch eine so bedeutende Unschädlichmachung der einen Verbindung durch die andere beobachtet, daß wir keine Möglichkeit haben, hier den Moment des Überganges der Vorherrschaft aufzufangen, wie dieses leicht in den Gemischen $(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ gelang. Dem ähnliche Erscheinungen wurden auch in allen anderen untersuchten Gemischen von Magnesiumsulfat und Nickelchlorid angetroffen. Die Tabelle XXXV enthält die Resultate der Beobachtungen über das Wachstum in Lösungen gleichbleibender Quantitäten $NiCl_2$ mit wechselnden Dosen $MgSO_4$. In diesem dem vorhergehenden entgegengesetzten Typus von Gemischen näherten sich die Zuwüchse wiederum entweder den Zuwüchsen an der vorherrschenden Lösung $MgSO_4$ oder den Zuwüchsen in $NiCl_2$, wenn letzteres in dem Gemische quantitativ das Übergewicht besaß, während die dazwischen liegenden Konzentrationen wiederum eine scharfe Unschädlichmachung des einen Salzes durch das andere erfuhren, so daß in allen Lösungen die faktischen Zuwüchse die theoretischen bedeutend übertrafen. In der Tabelle XXXVI sind die Daten für äquivalente Gemische beider Salze angeführt. Hier wurde ebenfalls in allen Lösungen eine Unschädlichmachung des einen Salzes durch das andere beobachtet, und zwar in den mittleren Lösungen wiederum eine bedeutendere als in den äußeren, wo die Effekte des Gemisches mit den Effekten des einen vorherrschenden Salzes übereinstimmten.

Somit haben sich das Magnesiumsulfat und das Nickelchlorid als Salze erwiesen, für die es im Gegensatze zu vielen anderen Paaren salzartiger Substanzen nicht gelungen ist, kompensierte Lösungen mit unabhängiger Wirkung beider Verbindungen zu entdecken. Analoge Wechselbeziehungen zwischen Salzen wurden auch in einigen von meinen Versuchen beobachtet, zum Beispiel in den Gemischen $LiNo_3 + BaCl_2$, $LiNO_3 + NiCl_2$ (Tab. XXII) und $CaCl_2 + KNO_3$ (Tab. XXIII), doch gelang es hier dennoch Konzentrationen anzutreffen, in welchen beide Salze wenigstens zum Teil ihre Befähigung, das Wachstum der Hypokotyle zu hemmen, offenbarten. Da in Lösungen mit scharf ausgeprägter Vorherrschung des $MgSO_4$ oder des $NiCl_2$ die Wachstumseffekte nahe übereinstimmten mit dem Effekte der vorherrschenden Verbindung, welcher durch den Kation hervorgerufen wurde, der Effekt des untergeordneten Salzes jedoch gänzlich beseitigt wurde, so könnte man meinen, daß

Tabelle XXXVII. Magnesiumchlorid und Natriumnitrat.

No. der Versuche nach der Reihenfolge	$H_2O = 100$ mm	Konzentrationen der Salze	$MgCl_2$ %	$NaNO_3$ %	Gemisch %	Abweichungen von der Regel mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem. %
290	21,4	0,05	48	45	30	— 3,3	+ 8
291	21,4	0,0375	53	52	38	— 2,1	+ 10
292	21,4	0,025	46	56	46	— 0,0	+ 20
293	19,3	0,0125	74	83	72	— 0,4	+ 11
294	19,3	0,00625	88	89	82	— 1,2	+ 4
295	20,7	0,00312	87	98	91	+ 0,7	+ 6

Tabelle XXXVIII. Natriumchlorid und Lithiumnitrat.

No. der Versuche nach der Reihenfolge	$H_2O = 100$ mm	NaCl		$LiNO_3$ 0,01 %	Gemisch %	Abweichungen von der Regel %	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem. %	Theoret. Zuw. des Gemisches %
		Konzentrationen	%					
294	14,6	0,0500	59	79	46	— 1,9	— 1	47
295	19,0	0,0375	62	77	53	— 1,7	+ 2	48
296	18,6	0,0250	69	75	61	— 1,4	+ 9	52
297	18,0	0,0100	82	73	72	+ 0,1	+ 14	58
298	21,5	0,0050	85	75	75	+ 0,0	+ 11	64
299	19,5	0,0025	99	77	81	+ 0,7	+ 5	76
300	18,0	0,0010	98	73	80	+ 1,1	+ 9	71

in mittleren Gemischen mit mehr ausgeglichenen Mengen der Kationen und Anionen beider Salze die positiv wirkenden Anionen in den Vordergrund treten, deren Befreiung aus der Macht der Kationen eben eine Erhöhung der Wachstumsenergie hervorrief. Schon weiter oben bei der Analyse der Wechselbeziehungen zwischen den Komponenten in Gemischen von Ammoniumsulfat mit $MgCl_2$, NaCl, KBr, KCl, KNO_3 und KJ wies ich auf die Möglichkeit derartiger Erscheinungen in gemischten Lösungen hin.

Zu dem Gesagten füge ich hinzu, daß es in den Versuchen des Herrn Friesen gelungen ist, ein paar schädlich wirkende Substanzen mit entgegengesetztem Charakter der Wechselbeziehungen zwischen denselben eingehend zu untersuchen. Nämlich in den Gemischen $MgCl_2 + NaNo_3$, ähnlich wie in den von mir untersuchten Gemischen $CoCl_2 + Ca(NO_3)_2$, erwiesen sich beide Salze als soviel unabhängig voneinander in allen Konzentrationen, daß die Effekte der Gemische fast mit den Größen der theoretisch berechneten Zuwüchse übereinstimmten. Die Daten dieser Versuche sind von mir in der Tabelle XXXVII zusammengestellt, welche ohne weitere Erklärungen verständlich ist. In den Versuchen des Herrn Gezewiez wurde ebenfalls ein Paar schädlicher Substanzen ($NaCl + LiNO_3$) beobachtet, in welchen die volle Vorherrschaft des $LiNO_3$ allmählich, nach Maßgabe der Erhöhung der Konzentrationen des NaCl, durch die vollkommen unabhängige Wirkung beider Salze auf die Pflanze ersetzt wurde (Tab. XXXVIII).

Bis hierher ließ ich mich in meinen Erwägungen über die Wirkung der Ionen von der Voraussetzung leiten, daß die Ionen einfacher Lösungen denselben Gesetzen unterworfen seien wie die Komponenten zweifacher Gemische. Diese Voraussetzung hat jedoch ebensoviel Grund unter sich wie die Voraussetzung von der Unterwerfung komplizierterer, zum Beispiel dreifacher, Gemische unter dieselben Regeln, welche von mir für Gemische aus zwei salzartigen Substanzen festgesetzt worden waren. Wenn es gelingen sollte, zu zeigen, daß es möglich ist, aus den dreifachen Gemischen richtige Schlußfolgerungen über die Wirkung zweifacher Gemische zu ziehen, so würde die Voraussetzung von der Anwendbarkeit derselben Gesetze auf die folgende noch einfachere Kombination der Ionen freilich viel an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Die eingehende Untersuchung dreifacher Gemische war ursprünglich nicht die Aufgabe der vorliegenden Studien. Ich verfüge daher nur über einige wenige vorläufige Versuche, welche teils von mir, teils von meinen Mitarbeitern, den Herren Gezewicz und Friesen, ausgeführt wurden. Diese Versuche geben dennoch die Möglichkeit, einige bestimmte Schlußfolgerungen über den Charakter der Wechselbeziehungen zwischen den Komponenten dreifacher Gemische zu ziehen.

In meinen eigenen Versuchen mit dreifachen Gemischen kombinierte ich eine zuvor zubereitete zweifache Lösung äquivalenter Mengen von Ammoniumsulfat und Magnesiumchlorid in verschiedenen Konzentrationen mit Natriumnitrat in der beständigen Konzentration 0,025 N. Der Effekt der verwendeten zweifachen Lösung wurde von mir bedingungsweise als Effekt einer einfachen Lösung angenommen, ähnlich wie in den Versuchen mit zweifachen Gemischen die kombinierten Effekte des Kationen und Anionen jedes Salzes stets als ordinäre Effekte des Salzes betrachtet wurden und den Salzen die Fähigkeit zugesprochen wurde, in Wechselwirkung miteinander zu treten, obgleich die Urheber derselben zweifellos die einzelnen Ionen waren.

Tabelle XXXIX. Dreifache Gemische.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$			NaNO$_3$ 0,025		Dreifach. Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	mm	%	mm	%			
301	15	17,3	0,05	9,1	53	12,1	70	4,9	29	— 4,2	— 8	37
302	15	17,3	0,025	14,3	83	12,1	70	9,8	57	— 2,3	— 1	58
303	15	17,5		13,0	75	12,0	69	8,9	51	— 2,1	— 1	52
304	15½	18,0		12,8	71	11,7	65	8,9	49	— 2,8	+ 3	46
305	15	17,5	0,0189	14,3	82	12,1	69	11,2	64	— 0,9	+ 7	57
306	15½	18,0		13,6	76	11,7	65	10,6	59	— 1,1	+ 10	49
307	15	17,4		13,5	77	12,1	70	11,2	65	— 0,9	+ 11	54
308	16	19,5		17,0	86	14,6	74	14,1	71	— 0,5	+ 7	54
309	15	17,3	0,0125	15,0	87	12,1	70	12,0	69	— 0,1	+ 8	61
310	15½	18,0		15,7	87	11,7	65	11,7	65	— 0,0	+ 8	57
311	15	17,4		15,6	89	12,1	70	11,4	66	— 0,7	+ 4	62

Tabelle XXXX. Dreifache Gemische.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchsdauer in Stunden	$H_2O = 100$ mm	$(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$			NaNO$_3$ 0,025		Dreifaches Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw. d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gemisches, %
			Konzentrationen	mm	%	mm	%	mm	%			
312	15½	18,0	0,0094	16,6	92	11,7	65	11,9	66	+ 0,2	+ 6	60
313	15	17,4		17,4	100	12,1	70	12,6	72	+ 0,5	+ 2	70
314	16	19,8		18,0	91	14,6	74	14,4	72	— 0,3	+ 5	67
315	15	17,5	0,00625	17,0	97	12,1	69	11,5	66	— 0,6	— 1	67
316	16	19,8		19,8	100	14,6	74	15,3	77	+ 0,7	+ 3	74
317	16	17,3	0,003125	16,7	97	12,1	69	12,6	73	+ 0,5	+ 4	68
318	15	17,8		17,6	99	11,9	67	11,7	66	— 0,2	+ 0	66
319	15	17,4		16,5	95	12,1	70	11,0	63	— 1,1	— 2	65
320	16	19,8		19,6	99	14,6	74	14,8	75	+ 0,2	+ 2	73
321	15	17,4	0,00156	16,6	95	12,1	70	11,2	64	— 0,9	— 2	66
322	16	19,8		20,0	100	14,6	74	14,3	72	— 0,3	— 2	74

Tabelle XXXXI. Das dreifache Gemisch: $(NH_4)_2SO_4 + NaCl + LiNO_3$.
Zuwüchse in Millimetern, die Mittleren aus zwei Kulturen.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchs dauer in Stunden	H_2O = 100 mm	$LiNO_3$ Kon-zentra-tionen	$LiNO_3$ mm	$(NH_4)_2SO_4$ 0,01 mm	NaCl 0,01 mm	$(NH_4)_2SO_4 + NaCl$ mm	$(NH_4)_2SO_4 + NaCl$ Abweichgn. v. d. Regel mm	$(NH_4)_2SO_4 + LiNO_3$ mm	$(NH_4)_2SO_4 + LiNO_3$ Abweichgn. v. d. Regel mm	$NaCl + LiNO_3$ mm	$NaCl + LiNO_3$ Abweichgn. v. d. Regel mm	$(NH_4)_2SO_4NaCl + LiNO_3$ mm	$(NH_4)_2SO_4NaCl + LiNO_3$ Abweichgn. v. d. Regel mm
323	15	18,2	0,05	7,15	24,65	14,9	20,3	+ 6,2	9,9	+ 2,7	8,25	+ 1,1	8,75	+ 1,6
324	15	18,5	0,0375	8,45	24,25	14,85	21,1	+ 7,4	11,85	+ 3,4	9,1	+ 0,7	11,45	+ 3,0
325	15	17,0	0,025	8,55	22,6	12,7	20,15	+ 6,5	14,0	+ 5,5	9,5	+ 0,9	12,4	+ 3,9
326	15	17,9	0,010	12,95	24,0	14,5	21,0	+ 8,1	20,45	+ 7,5	13,2	+ 0,3	17,45	+ 4,5
327	16	20,8	0,005	17,0	27,4	16,4	24,5	+ 6,4	26,3	+ 9,3	17,2	+ 0,8	24 7	+ 8,3

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	Versuchs dauer in Stunden	H_2O = 100 mm	Kon-zentrationen	%	%	%	%	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse d. Gemische, %	%	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse d. Gemische, %	%	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse d. Gemische, %	%	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse d. Gemische, %
323	15	18,2	0,05	39,5	135	81,5	111,5	+ 1,5	54,5	+ 1,0	45,5	+ 15,5	48,0	+ 5,0
324	15	18,5	0,0375	45,5	130,5	80,0	113,5	+ 9,0	64,0	+ 4,5	49,0	+ 12,5	62,0	+ 13,5
325	15	17,0	0,025	52,0	134,5	74,5	119,0	+ 18,5	82,5	+ 13,0	56,0	+ 17,0	73,0	+ 22,0
326	15	17,9	0,010	72,0	133,5	81,5	117,0	+ 8,0	114,0	+ 18,0	74,5	+ 15,0	97,9	+ 20,0
327	16	20,8	0,005	82,0	131,0	79,0	118,0	+ 14,5	122,0	+ 14,5	83,0	+ 18,0	119,0	+ 34,0

Die Versuche rechtfertigten voll und ganz die Erwartung, daß sich die Elemente der komplizierten Gemische ihrerseits den früher festgesetzten gesetzmäßigen Wechselbeziehungen zwischen einander unterwerfen. Es ist mir nämlich gelungen, auch in dreifachen Gemischen die gewöhnlichen Veränderungen der Wechselwirkungen im Zusammenhange mit den Veränderungen in dem quantitativen Verhältnisse der Bestandteile der Lösung wahrzunehmen. Wie aus den hier beigefügten Tabellen der Versuche (Tab. XXXIX und XXXX) zu ersehen ist, bewahrte das zweifache Gemisch seinen selbständigen Einfluß auf die Pflanze in Konzentrationen, welche denjenigen des Natriumnitrats nahe kommen, während die Vorherrschaft des $NaNO_3$ unvermeidlich die volle Beseitigung der Effekte der $(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ nach sich zog, im Einklange mit den Anforderungen unserer dritten Regel, welche für Gemische aus negativ wirkenden Verbindungen die Vorherrschaft des einen starkwirkenden Komponenten voraussetzt.

Somit hat sich die Kombination aus sechs verschiedenen Ionen als fähig erwiesen, dieselben gesetzmäßigen Wechselwirkungen zu entfalten, welche von mir für zweifache Gemische festgesetzt worden waren.

Zu demselben Schlusse führen auch die Daten aus den Versuchen des Herrn Gezewicz, welchem ich die Untersuchung des Wachstumsganges in dem dreifachen Gemisch: $(NH_4)_2SO_4 + NaCl_2 + LiNo_3$ (Tab. XXXXI) übertragen hatte.

Das dreifache Gemisch aus diesen Salzen kann man als ein zweifaches Gemisch aus gleichbleibenden Mengen Ammoniumsulfat und der zweifachen Lösung $(NaCl + LiNO_3)$ ansehen. Diese letztere hemmte das Wachstum in allen ihren Konzentrationen, während das $(NH_4)_2SO_4$ eine schroffe Wachstumserhöhung hervorrief. Wir hatten es in den Versuchen folglich mit einem zweifachen Gemisch entgegengesetzt wirkender Verbindungen zu tun. Wir wissen, daß für ein derartiges Gemisch, im Zusammenhange mit dem quantitativen Verhältnis beider Komponenten zueinander, Übergänge von der vollen Vorherrschaft des schädlichen Salzes bis zur vollen Beseitigung desselben Komponenten zu erwarten sind. In den Versuchen wurde auch in der Tat dieser Übergang der Vorherrschaft von einem Komponenten zum anderen beobachtet, wie es aus der folgenden Zusammensetzung der Daten zu ersehen ist:

Lösungen	$NaCl + LiNO_3$	$(NH_4)_2SO_4$	$NaCl_2 + LiNO_3$ und $(NH_4)_2SO_4$
Zuwüchse in %	49	135	48
	49	131	62
	56	135	73
	75	134	98
	83	131	119

Ein vollkommen analoges Resultat ergibt sich auch in dem Falle, wenn man das verwendete dreifache Gemisch als aus äquivalenten Mengen [$(NH_4)_2SO_4$ + NaCl] und mit wechselnden Konzentrationen des $LiNO_3$ zusammengesetzt betrachtet. Die gemischte Lösung aus Ammoniumsulfat und Natriumchlorid rief eine Erhöhung der Wachstumsenergie um 12—19 % hervor, während die Lösung des Lithiumsalzes in allen untersuchten Konzentrationen das Wachstum hemmte. Das Gemisch war folglich eine Kombination entgegengesetzt wirkender Verbindungen, und für eine solche haben wir, nach den Beobachtungen über zweifache Gemische zu urteilen, wiederum mit Recht Übergänge der Vorherrschaft vom negativen zum positiven Komponenten zu erwarten. Das Experiment bestätigt voll und ganz diese Mutmaßung:

Lösungen	$LiNO_3$	$(NH_4)_2SO_4$ + NaCl	$LiNO_3$ und $(NH_4)_2SO_4$ + NaCl
Zuwüchse in %	40	112	48
	46	114	62
	52	119	73
	72	117	98
	82	118	119

Dasselbe dreifache Gemisch kann man schließlich auch als ein zweifaches Gemisch, aus dem schädlich wirkenden Natriumchlorid und der Lösung $(NH_4)_2SO_4$ + $LiNO_3$ bestehend, ansehen, welch letztere in starken Konzentrationen das Wachstum hemmte, in den schwachen jedoch die Energie der Entwicklung erhöhte. Entsprechend unseren Regeln über die Wechselwirkung der Komponenten in gemischten Lösungen, müssen wir in den starken Konzentrationen dieser dreifachen Lösung eine Übereinstimmung der Zuwüchse in derselben mit den Zuwüchsen in der Lösung des starkwirkenden schädlichen Komponenten erwarten, in den schwachen Konzentrationen jedoch — den Übergang der Vorherrschaft von der negativen Verbindung zur positiven. Sowohl die eine als auch die andere Erscheinung wurden in der Tat in den Versuchen beobachtet, wie aus der folgenden neuen Zusammenstellung der Daten zu ersehen ist:

Lösungen	NaCl	$(NH_4)_2SO_4$ + $LiNO_3$	NaCl und $(NH_4)_2SO_4$ + $LiNO_3$
Zuwüchse in %	82	55	48
	80	64	62
	75	83	73
	82	114	98
	79	122	119

In den Versuchen des Herrn Friesen wurde das dreifache Gemisch aus äquivalenten Mengen Ammoniumnitrat, Magnesiumsulfat und Nickelchlorid untersucht (Tab. XXXXII). Das Nickelchlorid erwies sich in allen bedeutenderen Konzentrationen als ein derartig starkwirkender Komponent, daß er leicht die Effekte der übrigen Salze unterdrückte, in welche Kombinationen die letzteren mit dem ersteren nicht eingingen. Deshalb erwiesen sich die Größen der Zuwüchse in den Lösungen: $NiCl_2$, $NiCl_2 + NH_4NO_3$, $NiCl_2 + MgSO_4$ und $NiCl_2 + NH_4NO_3 + MgSO_4$ in der Mehrheit der Fälle als so nahe miteinander übereinstimmend, daß es möglich war, die Wirkung des dreifachen Gemisches mit gleichem Erfolge nach einer beliebigen Kombination der Komponenten miteinander voraus zu sagen.

Tabelle XXXXII.

Das dreifache Gemisch: $NH_4NO_3 + MgSO_4 + NiCl_2$.

No. d. Versuche nach d. Reihenf.	$H_2O = 100$ nach 15 Stdn.	Konzentration. der Salze	NH_4NO_3 %	$MgSO_4$ %	$NH_4NO_3 + MgSO_4$, %	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	$NiCl_2$, %	$NiCl_2$ + NH_4NO_3, %	$NiCl_2 + MgSO_4$ %	$NiCl_2 + MgSO_4 + NH_4NO_3$, %	Abweichungen von d. Regel d. dreif. Gem. mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse, %	Theor. Zuwachs d. dreif. Gem. %
328	16,8	0,0350	111	52	50	— 8	24	28	23	24	+ 0,1	+ 11	13
329	16,8	0,0300	112	61	58	— 10	29	27	32	30	+ 0,2	+ 10	20
330	17,5	0,0250	108	70	73	— 3	26	32	29	35	+ 1,5	+ 16	19
331	19,5	0,0150	130	82	88	— 19	34	40	39	47	+ 2,5	+ 14	33
332	19,5	0,0100	128	83	90	— 16	39	53	46	45	+ 1,3	+ 4	41
333	18,0	0,0050	124	79	99	+ 1	43	44	51	63	+ 3,6	+ 21	42
334	18,0	0,0025	122	84	116	+ 14	57	57	58	72	+ 1,8	+ 13	59
335	21,9	0,0015	126	90	118	+ 5	60	79	82	87	+ 5,8	+ 19	68
336	20,7	0,0005	117	87	100	— 2	74	83	90	90	+ 3,4	+ 15	75

Eine analoge Erscheinung wurde auch in meinen Versuchen mit vielfachen Gemischen aus Chloriden beobachtet. Wie aus der Tabelle XXXXIII zu ersehen ist, wurden die Chloride in gemischter Lösung leicht unschädlich gemacht, jedoch stets auf eine solche Weise, daß der schädlichste Komponent jedes Gemisches die Wirkung der Lösung bestimmte, indem er die Effekte der übrigen Komponenten vollständig paralysierte. Dieser Umstand gibt mir die Überzeugung, daß die Paralisationserscheinungen nicht in einen ursächlichen Zusammenhang mit der Verminderung der Dissoziation der verwendeten Verbindungen zu bringen sind, obgleich in den Gemischen aus Salzen mit gemeinsamem Anion eine Formierung nichtdissoziierter Moleküle auch zu erwarten war. Die Übereinstimmung der Zuwüchse in gemischten Lösungen mit den Zuwüchsen in den Lösungen des einen starkwirkenden Komponenten ist vom

Standpunkte der Dissoziationstheorie aus wenig verständlich, umsomehr, als die Versuche mit stark verdünnten äquivalenten Lösungen der Elektrolyten angestellt wurden, in welchen nur eine sehr unbedeutende Veränderung des Dissoziationsgrades der einzelnen Substanzen eintreten konnte. Das Vorhandensein der Paralisationserscheinungen in Gemischen aus Salzen mit verschiedenen Anionen zwingt mich noch mehr, daran zu zweifeln, daß es gelingen sollte, die Übereinstimmung der Effekte in gemischten Lösungen mit den Effekten in einfachen Lösungen durch Veränderungen in dem Bestande der Ionen des komplizierten Substrates zu erklären. Man könnte hier allerdings vermuten, daß in den Gemischen doppelte oder Komplexsalze entstehen, die physiologisch passiv und zur Dissoziation wenig befähigt sind, doch stößt auch diese Vermutung auf ernste Widerlegungen. Denn dieselbe erklärt nicht, wie auch im vorhergehenden Falle, die Übereinstimmung der Effekte der Gemische mit den Effekten der vorherrschenden Verbindung; die Geringfügigkeit der Konzentrationen der untersuchten Elektrolyten erlaubt es aber nicht, zu erwarten, daß sich in den Lösungen die nichtdissoziierten Moleküle in großen Mengen anhäufen sollten. Noch weniger vereinbar mit der erwähnten Vermutung ist der Um-

Tabelle XXXXIII. Gemische aus Chloriden.
14 Stunden, 20,5° C, $H_2O = 18,0 = 100$. Konzentrationen der Salze — 0,005 N.

Salze	mm	%	Abweichungen von der Regel, mm	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuwüchse d. Gem., %	Theor. Zuwachs d. Gem., %
KCl	17,7	98	—	—	—
KCl + NaCl	18,4	102	+ 1,4	+ 10	92
NaCl	17,0	94	—	—	—
KCl + NaCl + LiCl . . .	15,0	84	+ 0,7	+ 14	74
LiCl	14,3	80	—	—	—
KCl + NaCl + LiCl + $MgCl_2$	13,0	72	— 0,4	+ 17	55
$MgCl_2$	13,4	74	—	—	—
KCl + NaCl + LiCl + $MgCl_2$ + $MgCl_2$ + $CaCl_2$ . .	12,6	70	+ 0,2	+ 32	38
$CaCl_2$	12,4	69	—	—	—
KCl + NaCl + LiCl + $MgCl_2$ + $CaCl_2$ + $BaCl_2$ . .	10,8	60	+ 1,1	+ 40	20
$BaCl_2$	9,7	54	—	—	—
$MgCl_2$ + $CaCl_2$ + $BaCl_2$ . .	9,6	53	— 0,1	+ 25	28

stand, daß wir, infolge der Erscheinungen der gegenseitigen Paralisation, inbezug auf jedes Paar Salze in den Gemischen zwei typische Komplexe mit entgegengesetztem quantitativen Verhältnis der Komponenten suchen müssen, zum Beispiel — $5\,MgCl_2 + (NH_4)_2SO_4$ und $MgCl_2 + 5\,(NH_4)_2SO_4$. Endlich ist nicht außer acht zu lassen, daß die Beseitigung der Effekte des einen Salzes durch die Effekte des andern wenig von dem qualitativen Bestande der Lösungen abhängt. Wir haben oben gesehen, daß sich die verschiedenartigsten Gemische schädlichwirkender Salze untereinander und durcheinander unschädlich machten. Ebenso wurde das Ammoniumsulfat durch alle untersuchten Salze paralisiert. In den Tabellen XXXXIV und XXXXV sind die neuen Versuche gruppiert, welche sehr anschaulich dartun, daß, wie das $(NH_4)_2SO_4$, auch das NH_4NO_3 und NH_4CNS leicht durch verschiedene Salze paralysiert werden.

Tabelle XXXXIV. Paralysation des Ammoniumrhodanat.
14 Stunden; 20° C; $H_2O = 19,8$ und $18,1 = 100$.

NH_4CNS 0,0025	Zweites Salz				Gemisch		Abweichungen von der Regel, mm
	Konzentrationen		mm	%	mm	%	
$NH_4CNS = 21,9 = 111$	$NaNO_3$	0,05	8,9	45	9,0	47	+ 0,1
		0,025	12,3	62	12,9	66	+ 0,4
		0,015	13,8	69	14,3	72	+ 0,5
	$Co(NO_3)_2$	0,05	3,1	16	3,5	18	+0,4
		0,025	5,3	27	6,3	32	+1,0
		0,015	5,6	28	7,3	37	+1,7
$NH_4CNS = 22,0 = 120$	KNO_3	0,05	9,6	53	9,7	54	+ 0,1
		0,025	12,3	68	14,7	81	+ 2,4
		0,015	14,4	79	16,4	91	+ 1,2
	$Sr(NO_3)_2$	0,05	3,2	18	4,1	23	+ 0,9
		0,015	6,1	34	8,2	46	+ 2,1
		0,015	7,9	44	10,2	56	+ 2,3
	$RbCl$	0,05	9,7	54	10,3	57	+ 0,6
		0,025	12,2	68	16,1	89	+ 3,9
		0,015	15,1	83	20,2	112	+ 5,1

Nach allen dargelegten Tatsachen und Erwägungen müssen wir also anerkennen, daß die oben erwähnten Wechselwirkungen zwischen den Komponenten gemischter Lösungen nicht so viel durch die physikalisch-chemischen Eigenschaften der einzelnen Verbindungen bestimmt werden, als durch die Masse der vorherrschenden Verbindung in jeder Lösung. Dieser Umstand ist meiner Ansicht nach bei dem Versuche einer theoretischen Erklärung der Paralysationserscheinungen zu allererst in Betracht zu ziehen.

Die einfachste und wahrscheinlichste Erklärung des oben dargelegten Verhaltens der Pflanzen den Lösungen verschiedener salzartiger Substanzen gegenüber kann man vom Standpunkte des bekannten Weber-Fechnerschen Gesetzes aus geben, insofern der Einfluß der Ionen auf das Wachstum als auf eine Reizung des lebendigen Protoplasten durch dieselben hinausläuft.

Tabelle XXXXV. Aluminiumchlorid und Ammoniumsalze.
21° C; 14 Stunden; $H_2O = 16{,}8$ mm = 100.

No. d. Versuche nachd. Reihenf.	Ammoniumsalze			Al_2Cl_6			Gemisch		Abweichungen von d. Regel, %	Differenz d. fakt. u. theoret. Zuw., %	Theor. Zuwachs d. Gemisch., %
	Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	mm	%			
337	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0025	21,8	130	0,05	5,9	35	6,9	41	+ 1,0	— 5	46
338		21,8	130	0,025	8,9	53	8,9	54	+ 0,0	— 15	69
339		21,8	130	0,0125	10,3	61	11,6	69	+ 1,3	— 10	79
340	NH_4NO_3 0,0025	21,6	129	0,05	6,0	35	7,4	44	+ 1,5	— 1	45
341		21,6	129	0,025	8,9	53	10,0	60	+ 1,1	— 8	68
342		21,6	129	0,0125	10,3	61	11,8	70	+ 1,5	— 9	79
343	NH_4CNS 0,0025	21,2	126	0,05	6,1	36	7,2	43	+ 1,4	— 2	45
344		21,2	126	0,025	8,9	53	9,9	60	+ 1,0	— 7	67
345		21,2	126	0,9125	10,3	61	11,7	70	+ 1,4	— 7	77

Laut diesem Gesetze müssen die Effekte der Reizung, infolge der allmählichen Ermüdung des Protoplasten, mit der Erhöhung der Konzentration des Reizstoffes immer weniger und weniger den Mengen der wirkenden Substanz entsprechen, so daß wir zum Beispiel bei der Veränderung der Konzentration des Reizstoffes nach der geometrischen Progression eine Veränderung der Wachstumsenergie nur nach der arithmetischen Progression zu erwarten haben, und auch dieses nur bis zu einer gewissen Grenze.

Eine derartige Erscheinung wurde in meinen Versuchen wirklich beobachtet, wie aus den Graphen und Tabellen der Zuwüchse in allen einfachen Lösungen der Salze in verschiedenen Konzentrationen zu ersehen ist (siehe die Tabellen). Überall veränderten sich die Effekte der Salze so langsam, daß aufeinanderfolgende Konzentrationen fast übereinstimmende Zuwüchse ergaben. Zu gleicher Zeit ist es gelungen, durch Versuche zweifelsohne festzustellen, daß die Paralysation der Effekte einer beliebigen in nicht großer Dosis verwendeten Verbindung durch jedes andere Salz, von seiner Zusammensetzung fast unabhängig, hervorgerufen wurde, wenn dieses Salz in der Lösung nur in genügender Menge vorhanden war. Die Tatsachen sowohl der einen wie der anderen Art lassen sich miteinander kombinieren. In der Tat, wenn die Paralysation zu allererst durch die Quantität und nicht durch die Qualität der wirkenden Substanz bestimmt wird, so könnte man denken, daß wir es in Gemischen aus zwei und mehr Reizstoffen mit denselben Ermüdungserscheinungen zu tun haben, wie in den einfachen Lösungen. Die Summierung der Effekte beider Salze könnte hier nur im Falle verhältnismäßig naher Lösungen zustande kommen, während wir in Gemischen mit bedeutenden Mengen des einen der Salze, falls dasselbe befähigt ist, den Protoplasten zu ermüden, ein inertes Verhalten des letzteren zum zweiten untergeordneten Komponenten des Gemisches erwarten sollten. Der zweite Komponent würde hier nur in dem unbedeutenden Maße wirken, in welchem eine um etwas vermehrte Quantität des ersten Komponenten wirken würde. Die Effekte des Gemisches würden hier, folglich, ebenfalls mit den Effekten der vorherrschenden Verbindung übereinstimmen, wie auch die Effekte zweier aufeinander folgender Konzentrationen eines jeden Reizstoffes in genügend erhöhten Dosen übereinstimmen.

Diese Erwägungen würden fast die ganze Gesamtheit der oben dargelegten Daten von einem gemeinsamen Standpunkte aus befriedigend erklären, wenn man die negativ wirkenden Substanzen ohne weitere Zweifel als solche Stimulanten der Wachstumsprozesse ansehen könnte, zu welchen der ermüdete Protoplast früher oder später indifferent wird, indem er in Lösungen dieser Substanzen dieselben Zuwüchse wie in reinem Wasser hervorbringt. Wir haben jedoch Grund, gleichzeitig mit den Reizerscheinungen auch eine rein toxische Wirkung der salzartigen Substanzen zu vermuten, welche kaum eine zeitweilige sein dürfte. In diesem Falle müßte für alle Prozesse der Unschädlichmachung der Salze durcheinander natürlich ein ganz anderer Ursprung gesucht werden. Die Toxizität vieler Kationen, besonders der Kationen der schweren Metalle, tritt in den Erscheinungen der teilweisen Beschädigung und Absterbens der Keimlinge so anschaulich zu Tage, daß sie kaum in Zweifel gezogen werden kann. Indessen wird die Unschädlichmachung auch in Gemischen aus Salzen mit ähnlichen Kationen beobachtet. Diese Zweifel gewinnen um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als sich das langsame Sinken der Konzentrationswachstumskurven in Lösungen negativ wirkender Substanzen ganz unabhängig von den Erscheinungen erklären läßt, welche durch das Weber-Fechnersche Gesetz konstatiert werden. Wir wissen bereits, daß infolge der entgegengesetzten Wirkung der Kationen und Anionen in den Lösungen der Salze oft solch unbedeutende Modifikationen der Wachstumsenergie beobachtet werden, daß man nach denselben unmöglich über den wirklichen Einfluß der einzelnen Ionen auf die Pflanze urteilen kann.

Ich habe den Versuch gemacht, die erwähnten Bedenken zu erläutern, indem ich mich der Erwägung bediente, daß wir, falls die salzartigen Substanzen typische Reizstoffe und nur zur zeitweiligen Einwirkung auf den Protoplasten befähigt sind, bei der Berechnung des Wachstums in zwei Kulturperioden der Hypokotyle am Ende eines jeden Versuches mit einfachen Lösungen dieselbe Veränderung der Effekte zu erwarten haben, welche auch in den Fällen der Wechselwirkung der Salze in gemischten Lösungen wahrgenommen wurde.

Tabelle XXXXVI. Ammoniumsulfat.

Erste Periode, 8 Stunden			Zweite Periode, 8 Stunden		
Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%
H_2O	13,0	100	H_2O	7,3	100
0,0050	19,5	150	0,0025	7,5	103
0,0100	18,8	144	0,0025	7,0	96
0,0100	18,8	144	0,0050	7,8	108
0,0025	18,8	144	0,0025	6,3	86
0,0050	19,5	150	0,0050	9,4	129
0,0200	18,8	144	0,0100	8,8	120
0,0025	18,8	144	0,0050	10,4	142
0,0050	19,5	150	0,0100	10,0	139

Die Versuche wurden in der gewohnten Weise ausgeführt, nur in doppelter Anzahl der Kulturen für jede Konzentration zum Zwecke der Bestimmung der Zuwüchse in zwei Perioden der Einwirkung der Salze auf die Pflanze. Am Ende der ersten Periode wurden die Lösungen in etlichen Experimenten erneuert oder durch Lösungen anderer Zusammensetzung ersetzt. In diesen Fällen wurden die Keimlinge aller Kulturen zuvor mit destilliertem Wasser abgespült.

Zuerst betrachte ich einige Versuche mit Abwechslung der Substrate am Ende der ersten Periode der Kultur der Hypokotyle.

In den Versuchen mit den positiv wirkenden $(NH_4)_2SO_4$ und NH_4Cl ist es gelungen, zweifellos Tatsachen zu konstatieren, welche den Anforderungen des Weber-Fechnerschen Gesetzes vollkommen entsprechen. In der ersten Periode der Kultur (Tab. XXXXVI und XXXXVII) ließ sich hier eine sehr bedeutende Erhöhung des Wachstums unter dem Einflusse der Ammoniumsalze wahrnehmen. Dieser Erhöhung folgte sodann eine typische Ermüdung des Protoplasten. In der zweiten Periode des Wachstums reagierten die Pflanzen schon fast gar nicht auf verminderte Konzentrationen der Reizstoffe, und sogar in den Lösungen der früheren Konzentrationen näherten sich die Zuwüchse der Hypokotyle fast den Zuwüchsen in reinem Wasser.

Tabelle XXXXVII. Ammoniumchlorid und Magnesiumchlorid.

Salze	Erste Periode, 12 Stunden			Zweite Periode, 14 Stunden		
	Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%
H_2O	—	14,8	100	—	11,2	100
NH_4Cl	0,0025	18,7	120	0,0025	12,3	110
	0,0050	21,3	144	0,0050	12,1	109
	0,0075	20,1	135	0,0075	12,8	114
	0,0100	20,0	134	—	—	—
	0,0025	18,7	120	0,0050	14,3	128
	0,0050	21,3	144	0,0075	11,0	99
	0,0075	20,1	135	0,0100	14,9	133
$MgCl_2$	0,0025	12,3	83	0,0025	9,8	88
	0,0050	12,1	82	0,0050	7,6	69
	0,0075	11,1	75	0,0075	6,9	61
	0,0100	10,7	72	—	—	—
	0,0025	12,3	83	0,0050	7,7	70
	0,0050	12,1	82	0,0075	6,9	61
	0,0075	11,1	75	0,0100	8,5	76
NH_4Cl	0,0025	18,7	120	$MgCl_2$ 0,0025	9,5	85
	0,0050	21,3	144	0,0050	5,8	52
	0,0075	20,1	135	0,0075	6,1	54

Die Keimlinge büßten aber dennoch ihre Befähigung zu energischem Wachstume nicht ein. Erhöhte Konzentrationen der Reizstoffe riefen, wie aus den Tabellen zu ersehen ist, in der zweiten Periode der Kultur wiederum dieselbe Erhöhung der Zuwüchse hervor, welche auch in der ersten Periode wahrgenommen worden war.

Aus dem Gesagten geht vollkommen klar hervor, daß die Wachstumshemmung in schwächeren Lösungen der Ammoniumsalze voll und ganz durch den Verlust der Sensibilität seitens des Protoplasten nach der vorhergegangenen Wirkung des Stimulanten hervorgerufen wurde.

In dem parallelen Versuche mit Lösungen des $MgCl_2$ (Tab. XXXXVII) wurde die zweite Periode seiner Wirkung von einiger Zunahme seiner negativen Effekte begleitet. Dieses Resultat scheint auf den ersten Blick der Ermüdungstheorie vollständig zu widersprechen, denn der Verlust der Sensibilität für die das Wachstum hemmenden Ionen sollte eine Erhöhung der Zuwüchse bis zu ihrer Übereinstimmung mit den Zuwüchsen in reinem Wasser nach sich ziehen. Verstärkte schädliche Effekte des $MgCl_2$ wurden jedoch auch in dem Falle beobachtet, wenn die Keimlinge zuvor durch Lösungen des Ammoniumchlorides stimuliert worden waren. Hier wurde sogar noch eine intensivere Abschwächung der Wachstumsenergie beobachtet, als in den Lösungen des Magnesiumchlorides. Dieser Umstand erklärt nach meiner Ansicht die Ursache der Erscheinung. Wir wissen, daß die Wirkung des $MgCl_2$ aus den entgegengesetzten Effekten des Kationen und des Anionen zusammengesetzt wird. Die Ermüdung des Protoplasten durch die positive Wirkung des Anionen äußerte sich in dem Versuche in so hohem Maße, daß das Fallen der Effekte des $MgCl_2$ gänzlich der Passi-

Tabelle XXXXVIII. Magnesiumchlorid.

Erste Periode, 11 Stunden			Zweite Periode, 11 Stunden			Differenz zwischen den Perioden
Konzentrationen	mm	%	Konzentrationen	mm	%	%
H_2O	15,5	100	H_2O	8,4	100	—
0,005	12,2	79	0,005	6,1	73	— 6
0,010	11,9	77	0,010	3,7	44	— 33
0,020	10,3	67	0,020	2,5	30	— 37
0,005	12,2	79	0,010	4,1	49	— 30
0,005	12,2	79	0,020	3,8	45	— 34
0,100	11,9	77	0,020	4,0	48	— 29

vität des Anionen in der zweiten Periode der Wirkung des Salzes auf die Pflanze zuzuschreiben ist. Augenscheinlich wird der Protoplast vom Anionen schneller als vom Kationen ermüdet, was natürlich das Fallen der Zuwachsgrößen zur Folge haben muß, da

'Tabelle IL. Versuche ohne Substratwechsel.

Lösungen	Erste Periode, 14 Stund.		Zweite Periode, 24 Stund.		Differenz zwischen den Perioden
	mm	%	mm	%	%
H_2O	19,4	100	12,2	100	—
$MgCl_2$ 0,005	17,1	88	9,4	77	— 11
0,010	13,6	70	9,3	76	+ 6
0,015	12,2	63	9,7	79	+ 16
0,050	9,2	47	6.0	50	+ 5
$CaCl_2$ 0.005	12.9	67	12,1	99	+ 33
0,010	10,7	55	12,1	99	+ 44
0,015	9,4	48	8,2	67	+ 19
0,050	3,9	20	5,8	47	+ 27
H_2O	16,6	100	12,8	100	—
$NaNO_3$ 0,005	16,3	99	13,7	107	+ 8
0,010	14,4	87	13,8	108	+ 21
0.020	12,7	77	11,0	85	+ 8
0,040	10.2	62	11,0	89	+ 27
KCl 0.005	16,9	102	16,9	126	+ 27
0,010	15,3	93	13.4	105	+ 13
0,020	14,2	86	10,4	81	— 5
0,040	10,4	63	9.7	76	+ 13

hierdurch der positive Addent des Summareffektes des Salzes beseitigt wird. Der Kontrollversuch bestätigt vollständig die Richtigkeit dieser Erwägungen über die vorherrschende Wirkung des Kationen Mg in den Lösungen. Denn wenn in der Tat die schädliche Wirkung des $MgCl_2$ durch die Ermüdung des Protoplasten durch den Ion Cl verursacht wurde, so müßten wir beim Ersetzen der Lösungen durch stärkere Konzentrationen des $MgCl_2$, in denen der positive Ion befähigt ist, die Keimlinge aufs neue zu stimulieren, wie dieses die Versuche mit erhöhten Dosen des NH_4Cl konstatierten, nicht ein Fallen, sondern sogar einiges Steigen der Zuwüchse erwarten, ungeachtet der vergrößerten Dosis des schädlichen Kationen. Eine solche Erscheinung wurde auch wirklich in allen kurzfristigen Versuchen mit $MgCl_2$ beobachtet, wie aus den Tabellen XXXXVII und XXXXVIII erhellt, welche ohne weitere Erläuterungen verständlich sind.

Tabelle L. Versuche ohne Substratwechsel.

Lösungen		Erste Periode, 12 Stund.		Zweite Periode, 25 Stund.		Differenz zwischen den Perioden
		mm	%	mm	%	%
H_2O		18,5	100	12,9	100	—
LCl	0,005	18,3	99	13,5	104	+ 5
	0,010	15,3	83	15,3	119	+ 36
	0,050	10,8	59	9,7	75	+ 16
$CaCl_2$	0,005	12,7	68	10,5	81	+ 13
	0,010	11,9	64	8,8	70	+ 6
	0,050	4,2	23	2,4	18	— 5
$AlCl_3$	0,005	12,6	68	12,3	96	+ 28
	0,010	12,1	65	9,2	71	+ 6
	0,020	11,2	61	7,8	60	— 1

Wenn es also in den angeführten Versuchen nicht gelungen ist, die Ermüdungserscheinungen durch den schädlich wirkenden Kationen zu demonstrieren, so ist es doch jedenfalls gelungen, die Ursache der Paralysation der positiven Effekte der Ammoniumsalze zu zeigen und außerdem die Entstehung der Erscheinungen der Vorherrschung des Kationen über den Anion in solchen Lösungen der Salze zu erklären, in denen anfänglich eine kompensierte Wirkung ihrer Ionen auf die Pflanze wahrgenommen wurde. Und zwar haben wir gesehen, daß die Vorherrschung durch die ungleichzeitige Ermüdung des Protoplasten durch die Ionen entgegengesetzter Ladung verursacht wurde. Diese Schlußfolgerung ist um so mehr wahrscheinlich, als es in den langfristigen Versuchen gelingt, zweifellos auch die Ermüdung durch den Kationen zu konstatieren, was die Annäherung der Zuwüchse in den Lösungen zu den Zuwüchsen in reinem Wasser zur Folge hatte. Die entsprechenden Experimente sind in den Tabellen IL und L gruppiert, welche in dem Maße anschaulich sind, daß sie keines weiteren Kommentars bedürfen.

VI.

Sauerstoff und salzartige Stoffe.

Aus den Ergebnissen der Versuche, welche weiter oben dargelegt wurden, ist zu ersehen, daß Sauerstoff mit geringem Partialdrucke, sowie in Wasser aufgelöster Sauerstoff nur innerhalb eines kurzen Zeitraumes das Wachstum der Pflanzen erhöhen, worauf das Wachstum stets abnimmt. (Siehe p. 12 und 13.)

Tabelle LI. Zuwüchse von *Helianthus annuus* in %.

Medium	Erste Periode 8—9 Stunden	Zweite Periode 12—13 Stunden
Atmosph. 760 mm	100	100
„ 160 „	180	105
„ 25 „	166	98
dito	119	77
Wasser	138	125
dito	206	109

Um diese Erscheinungen anschaulicher darzulegen, wurden von mir besondere Versuche mit einwöchentlichen ganzen Keimlingen von *Helianthus annuus* ausgeführt.

Die Keimlinge wurden auf grobem Sande in flachen Tontöpfen gezogen, zu 400—500 Exemplaren in einem jeden. Mittelst reiclicher Wasserbespülung wurden die Keimlinge behutsam mit unbeschädigtem Wurzelsystem aus den Töpfen gehoben, sorgfältig nach Dicke und Größe sortiert und zu Portionen zu je 25—30 vollkommen gleicher Exemplare gruppiert; die weitere Kultur geschah in feuchter Kammer in Porzellanküvetten, welche mit durchlöcherten paraffinierten Brettchen bedeckt wurden, um den Keimlingen eine aufrechte Lage zu geben, indem das Wurzelsystem durch die Öffnungen der Brettchen in den Inhalt der Küvetten gesenkt wurde. Etliche Portionen wurden in mit Brettchen versehene Kuvetten so aufgestellt, daß nur das Wurzelsystem ins Wasser getaucht war, während die Hypokotyle in feuchter Atmosphäre blieben. Die übrigen Portionen der Keimlinge wurden einfach in die Küvetten gelegt, ganz untergetaucht und mit paraffinierten Brettchen zugedeckt, um etwaigen Emporhebungen der Keimlinge über Wasser infolge der beim Wachstum eintretenden geotropischen Krümmungen oder Krümmungen der Kotyledonen vorzubeugen. Während der Sortierung und Messung wurden die Keimlinge in kaltem Wasser aufbewahrt. Die erste Messung geschah durch vorsichtiges Auflegen der noch geraden Hypokotyle auf einige Augenblicke auf ein in halbe Millimeter geteiltes Lineal. Die Länge der Hypokotyle betrug, von der Krümmung der Kotyledonen bis zum Wurzelhalse gerechnet, 70—75 mm. Nach der zweiten Messung am Schlusse der ersten Kulturperiode wurden die Keimlinge hinausgeworfen, da eine genaue Messung der gekrümmten Hypokotyle stets mit Beschädigungen derselben verbunden war. Zur Ermittelung des Zuwachses während der zweiten und dritten Kulturperiode war es daher notwendig, besondere Portionen von gleichartigen Keimlingen, die stets aus ein und demselben Topfe genommen wurden, in den Versuch einzuschließen, welche alsdann am Schlusse der zweiten und dritten Kulturperiode gemessen wurden. Die Zuwüchse für jede Periode wurden hierauf nach der Differenz zwischen den Zuwüchsen für die ganze Zeit und die erste Periode, resp. für die ganze Zeit und die erste und zweite Periode, ausgerechnet.

Als feuchte Kammern dienten große viereckige Zinkteller, welche mit Zinkkasten bedeckt wurden; der innere Raum der letzteren wurde zudem noch mit nassem Filterpapier ausgelegt. Die Versuche wurden im Thermostat bei 20° C ausgeführt, und zwar solcherweise, daß die feuchten Kammern samt Küvetten und Inhalt vor dem Versuch in das Thermostat gestellt wurden, wo dieselben beständige und bestimmte Temperatur annahmen; zudem waren Thermostat und Kammern so eingerichtet, daß die Verteilung der Keimlinge auf die Küvetten nur geringe Zeit in Anspruch nahm.

Ich führe hier die Durchschnittsdaten dreier Versuche an:

Tabelle LII. Zuwüchse der Hypokotyle von *Helianthus annuus* bei 20° C in mm und %.

Versuche	Medium	Erste Periode 14 Stdn.		Zweite Per. 24 Stdn.		Dritte Periode 24 Stdn.		Zusammen	
		mm	%	mm	%	mm	%	mm	%
I.	Atmosphäre	12,5	100	25,5	100	24,4	100	62,4	100
	Wasser	13,2	**105**	17,8	70	13,8	57	44,8	—
II.	Atmosphäre	9,8	100	12,0	100	—	—	21,8	100
	Wasser	13,0	**134**	11,0	92	—	—	24,0	—
III.	Atmosphäre	7,1	100	14,0	100	16,8	100	37,9	100
	Wasser	9,4	**132**	11,0	80	12,4	74	32,8	—

Aus diesen Daten ersehen wir, daß eine Wachstumserhöhung unter dem Einflusse des aufgelösten Sauerstoffes nur in den ersten Stunden der Versenkung der Keimlinge wahrgenommen wurde. Man kann daher annehmen, daß die Wirkung eines solchen Reizstoffes, wie gelöster Sauerstoff, nur temporär ist infolge des wechselnden Verhaltens des Protoplasten zum Reizstoffe, und daß die Reizung für die Pflanze nicht spurlos vorübergeht, sondern mit einer nachträglichen Abnahme der Wachstumsenergie infolge der Ermüdung des Protoplasten verbunden ist.

Dem ersten der oben erwähnten Versuche wurden außerdem noch zwei Extraportionen von Keimlingen beigefügt, von denen die eine im Laufe der ersten Periode in feuchter Atmosphäre, die andere in Wasser kultiviert wurden. Am Schlusse der ersten Periode wurde ein Wechsel der Medien vorgenommen, so daß diejenigen Keimlinge, die in der ersten Periode an der Luft waren, für die zweite ins Wasser gelegt wurden, und umgekehrt.

Das Untertauchen ins Wasser rief auch in der zweiten Periode eine Wachstumserhöhung hervor, während hingegen eine vorhergehende Untertauchung mit einer nachträglichen Abnahme der Wachstumsenergie verbunden war. Dieses ist aus folgender Übersicht der erhaltenen Daten zu ersehen:

Tabelle LIII. Zuwüchse in mm von *Helianthus annuus*.

Erste Periode			Zweite Periode		Differenz
Medium	14 St.	24 St.	Medium	24 St.	
Atmosph.	12,5	21,4	Atmosph.	25,5	— 4,0 mm
Wasser	13,2	22,6	„	21,5	
„	13,2	22,6	Wasser	17,8	+ 2,0 mm
Atmosph.	12,5	21,4	„	19,8	

Die Frage über die Ermüdung der Pflanzen unter der Einwirkung von Reizstoffen ist von mir in den Versuchen mit Hypokotylabschnitten von *Helianthus annuus* näher untersucht worden, wobei außer der Wirkung des gelösten Sauerstoffes auch die Wirkung von salpetersauren Ammoniumlösungen in der Konzentration 0,008 N studiert wurde, welch letztere, wie bekannt, nicht nur befähigt ist, die Wachstumsenergie stark zu erhöhen, sondern auch den Sauerstoff als Reizstoff zu vertreten (siehe p. 21, 22 ff.).

Die Hypokotyle, 70 mm lang, wurden unter Wasser zugeschnitten, um Verstopfungen der Gefäße durch die Luft und damit verbundene Störungen in der Aufnahme von Wasser und Salzlösungen durch die Schnittfläche vorzubeugen. Die Versuche wurden in denselben feuchten Kammern im Thermostat bei 20° C ausgeführt; die Keimlinge wurden entweder ganz in die Lösung getaucht oder nur mit ihren unteren Enden mittelst der obenerwähnten durchlöcherten paraffinierten Brettchen. Vor dem Wechsel der Medien am Schlusse der ersten Periode wurde eine sorgfältige Abspülung der Keimlinge mit destilliertem Wasser vorgenommen. Für jede Kultur gingen zirka 40 Hypokotylabschnitte auf, welche auf je zwei Küvetten verteilt wurden.

In der ersten Kulturperiode teilten sich alle Portionen nach dem Charakter der Medien in vier Gruppen:

1) In feuchter Atmosph. mit d. Enden im Wasser;
2) „ „ „ „ „ „ „ NH_4NO_3-Lösung;
3) ganz im Wasser;
4) ganz in NH_4NO_3-Lösung.

Eine jede dieser Gruppen bestand aus fünf doppelten Portionen von Hypokotylabschnitten, deren eine zur Ermittelung des Zuwachses während der ersten Periode diente, während die übrigen vier nach der Abspülung in neuen Medien nach denselben vier Kategorien verteilt wurden.

In der nebenstehenden Tabelle LIV führe ich die Durchschnittszuwüchse laut Daten von vier gleichen Versuchsserien an, wobei ich die Berechnung der Prozente auf verschiedene Weise vollzog, indem ich als 100 entweder den Zuwachs im Wasser oder den Zuwachs in feuchter Atmosphäre annahm.

Aus dieser Tabelle ersehen wir, daß in der Periode des vorläufigen Aufenthaltes der Keimlinge in normaler feuchter Atmosphäre das Wachstum der Keimlinge am langsamsten vor sich ging, weil jegliche Reizursachen fehlten; dafür erwiesen sich aber diese Keimlinge in der zweiten Kulturperiode als am meisten befähigt, auf die Reizstoffe aller Kategorien zu reagieren, und ergaben maximale Zuwüchse in allen Medien von 11,6—17,6 mm in 23 stündiger Kultur. Die vorhergehende Reizung der Keimlinge in feuchter Atmosphäre durch die NH_4NO_3-Lösung (zweite Kategorie) läßt sich an der Größe der Zuwüchse in der zweiten Periode schon merken (10,3—15,9 mm); außerdem vermochten die Keimlinge nur noch auf in Wasser gelösten Sauerstoff oder auf vergrößerte Dosen von NH_4NO_3 (Untertauchen in die Lösung) zu reagieren. Noch stärker äußerte sich an den Keimlingen der vorhergehende Aufenthalt im Wasser in Gegenwart von gelöstem Sauerstoff (dritte Kategorie). Die Zuwachsgrößen der Hypokotylabschnitte, welche der Versenkung ins Wasser und folglich auch einer starken Wachstumsstimulation von Seiten des Sauerstoffes unterworfen worden waren, fielen bis auf 9,8—14,7 mm; die Keimlinge hatten ihre Reizbarkeit gegen gelösten Sauerstoff vollständig verloren und reagierten nur noch auf NH_4NO_3. In der vierten Kategorie schließlich war die vorhergehende gleichzeitige Einwirkung solch starker Reizstoffe, wie gelöster Sauerstoff und NH_4NO_3, mit einer starken Abnahme der Wachstumsenergie in der zweiten Periode (9,4—9,8 mm) und dem vollständigen Verluste des Reaktionsvermögens auf neue Reizwirkungen von Seiten derselben Reizstoffe verbunden, so daß die durch vorhergehende Reizeinwirkungen ermüdeten Keimlinge in der zweiten Kulturperiode in allen Medien fast gleiche Zuwüchse ergaben.

Auf Grund eines solchen Resultates unserer Versuche gelangen wir zu der Schlußfolgerung, daß, wenn Pflanzen in einem gewissen Entwicklungsmomente der Einwirkung irgend welcher Wachstumserreger ausgesetzt sind, diese Wirkungen nicht spurlos für diese Pflanzen vorübergehen, sondern mit scharf ausgeprägten Ermüdungserscheinungen inbezug auf die weitere Einwirkung desselben Reizstoffes und mit einer Abnahme der Wachstumsenergie in der nachfolgenden Entwicklungsperiode verbunden sind.

Tabelle LIV.

Zuwüchse der Hypokotylabschnitte von *Helianthus annuus* in mm und %, bei 20° C, nach Perioden in verschiedenen Medien. Nach Bemessung von zirka 2000 Keimlingen.

Erste Periode, 13 Stund.				Zweite Periode, 23 Stund.			
Medien	Zuwüchse			Medien	Zuwüchse		
	mm	%	%		mm	%	%
Atmosphäre	10,0	100		Atmosphäre	11,6	100	100
				Atm. + NH_4NO_3	12,9	111	111
				Wasser	13,8	119	119
				Wasser + NH_4NO_3	17,6	152	152
Atm. + NH_4NO_3 0,008 N	12,1	121		Atmosphäre	10,3	89	100
				Atm. + NH_4NO_3	11,9	102	114
				Wasser	13,9	120	135
				Wasser + NH_4NO_3	15,9	137	154
Wasser	14,7	147	100	Atmosphäre	9,8	85	100
				Atm. + NH_4NO_3	10,8	93	110
				Wasser	10,4	90	106
				Wasser + NH_4NO_2	14,7	127	150
Wasser + NH_4NO_3 0,008 N	20,5	205		Atmosphäre	9,4	81	100
				Atm. + NH_4NO_3	9,8	85	104
				Wasser	9,6	83	102
				Wasser + NH_4NO_3	9,5	82	101

Dieser letzte Umstand könnte Veranlassung zu der Annahme geben, daß wir es in unseren Versuchen nicht mit Ermüdungserscheinungen zu tun haben, sondern einfach mit dem Verluste der Fähigkeit zu weiterem Wachstume von Seiten der Pflanzen, zum Beispiel infolge Verbrauches der zum Wachstume notwendigen Materialien, oder infolge Erreichung derjenigen Dimensionen, welche der Pflanze nach der ganzen Summe ihrer erblichen Eigentümlichkeiten eigen sind. Eine solche Auslegung der Daten ist jedoch inbezug auf meine Objekte nicht gut anwendbar, denn meine Hypokotylabschnitte behielten die Fähigkeit zu weiterem Wachstume und reagiertem nach dem Wechsel der Reizstoffe mit voller Energie auf die neue Reizeinwirkung: die Wirkung des Wassers hinderte der Wirkung des NH_4NO_3 nicht, und ebenso hinderte die Wirkung des NH_4NO_3 der Wirkung des Wassers nicht. Da nach der vorhergehenden Reizwirkung eine gewisse Abnahme der absoluten Zuwachsgrößen wahrzunehmen war, so dürfen wir in unseren Versuchen diese Erscheinung natürlich nicht außer acht lassen, umsomehr, als *Helianthus annuus* ein begrenztes Wachstum besitzt; trotzdem bleibt die Tatsache der Ermüdung der Pflanzen durch Einwirkungen des gelösten Sauerstoffes und des NH_4NO_3 unzweifelhaft, und folglich müssen wir auch die Veränderung der Wachstumsenergie in verschiedenen Medien zu allererst der Wirkung dieser Medien, als temporäre Reizstoffe des Protoplasten, zuschreiben.

Die mitgeteilten Daten bieten einen neuen Stützpunkt bei der Auslegung der Resultate der Versuche über die Wirkung salzartiger Stoffe auf das Wachstum.

Betrachten wir zuerst das Verhalten der Pflanzen den wachstumshemmenden Salzen gegenüber.

Wenn solche Stoffe die Rolle temporärer negativ wirkender Wachstumserreger spielen, so muß man erwarten, daß ihre Wirkung infolge unvermeidlicher Ermüdung des Protoplasten mit der Zeit abnehmen wird, so daß wir die stärkste Abnahme der Zuwüchse nur in der ersten Periode wahrnehmen werden, während sich später die Wachstumseffekte in Lösungen nicht von den Effekten in reinem Wasser unterscheiden.¹)

In den Versuchen gelingt es wirklich, eine solche Änderung der Zuwachsgrößen in verschiedenen Perioden zu beobachten. Als Ergänzung zu den früheren Daten (Tab. IL u. L) führe ich hier folgende Beobachtungen über die Wirkung von Calciumchlorid an:

Tabelle LV. Zuwüchse nach Perioden in Lösungen von $CaCl_2$; Zuwüchse in Wasser für die erste u. zweite Periode = 100.
Helianthus annuus.

Konzentration	Erste Periode		Zweite Periode		
	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse %	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse %	Differenz %
0,008	12	60	21	71	+ 11
0,008	12	62	18	80	+ 18
0,008	12	55	14	46	— 9
0,010	16	64	23	88	+ 24
0,015	16	60	23	75	+ 15
0,020	16	47	23	70	+ 23

---

¹) Siehe p. 119 und 120.

Häufig muß man jedoch eine Zunahme der schädlichen Wirkung der Salze in der zweiten Kulturperiode konstatieren. Indem ich auf derartige Fälle hinweise, bemerke ich zugleich, daß ich dieselben früher durch eine ungleichzeitige Ermüdung des Protoplasten durch den Anion und Kation der verwendeten Verbindungen (siehe p. 118, 119) erklärte; doch kann man der Erscheinung auch eine andere einfachere Erklärung geben, wenn man die oben dargelegten Daten über die temporäre stimulierende Wirkung des Sauerstoffes der Lösungen gelten läßt. Es ist in der Tat sehr wahrscheinlich, daß wir in der ersten Kulturperiode in Lösungen negativ wirkender Salze die wirklichen Effekte dieser Verbindungen nicht ermitteln können, weil der gelöste Sauerstoff die Wachstumsenergie erhöht und somit die wachstumshemmende Wirkung der Salze mäßigt; in der zweiten Periode hingegen äußern sich die Effekte dieser Salze voll und ganz, da wir es hier schon mit einem Protoplasten zu tun haben, der gegen die Wirkung des Sauerstoffes der Lösungen schon unempfindlich ist. Somit haben wir sogar bei Anwesenheit einer Ermüdung durch negative Salze doch in den Versuchen eine allmähliche Steigerung der hemmenden Effekte dieser Salze von der ersten Periode zur zweiten zu befürchten.

Die Versuche rechtfertigen solche Erwägungen. Wenn wir die Einwirkung gewisser Salze auf die Pflanzen, welche vorher inbezug auf Sauerstoff ermüdet, der Wirkung dieser Salze aber nicht ausgesetzt waren, mit der Einwirkung derselben Salze auf Pflanzen, welche vorher der Einwirkung sowohl des Sauerstoffes, als auch dieser Salze unterworfen worden waren, vergleichen, so werden wir finden, daß die Zuwüchse in der ersten Kategorie der Pflanzen stets niedriger sein werden, als die Zuwüchse in der zweiten Kategorie. Die Differenzen zwischen den Zuwachsgrößen lassen sich nur durch die Annahme erklären, daß die vorhergehende Einwirkung der Salze auf die Pflanzen für diese nicht spurlos vorübergeht, sondern mit einer Verminderung der Reizbarkeit ihres Protoplasten gegen die Wirkung dieser Salze in der zweiten Kulturperiode verbunden ist.

In Tabelle LVI sind die Zuwüchse in Lösungen von Chloriden — LiCl, $CaCl_2$ und $MgCl_2$ — angeführt, welche an Pflanzen beobachtet wurden, die vorher der Einwirkung entweder nur des einen in Wasser gelösten Sauerstoffes oder aber der gleichzeitigen Einwirkung sowohl des Sauerstoffes als auch der Chloride in gleichen Konzentrationen, ausgesetzt waren (siehe Seite 128).

Aus diesen Daten ersehen wir, daß diese Salze in der ersten Periode scheinbar schwächer wirkten als in der zweiten. Wenn die Zuwüchse nach vorherrgehendem Aufenthalte im Wasser höher wären, so könnte man dann die in der zweiten Periode beobachtete Steigerung der schädlichen Effekte dem Einflusse der Salze selbst zuschreiben, zum Beispiel infolge allmählich zunehmender Konzentration derselben in den Keimlingen oder infolge Beschädigung des Protoplasten durch anhaltenden Aufenthalt in der Salzlösung. Trotz dem Wechsel der Lösungen am Schlusse der ersten Periode, d. h. trotz Darreichung neuer Mengen von Reizstoffen äußerte sich die Abnahme der Zuwüchse in der zweiten Periode nach vorhergehender

Tabelle LVI. Hypokotylabschnitte von *Helianthus annuus*. 60 mm lang bei 20° C. Zuwüchse in der ersten und zweiten Periode in H_2O = 100. Nach Bemess. von ca. 2500 Keiml. Am Schlusse der ersten Periode Abspülung der Keiml. u. Wechsel aller Lösungen.

Erste Periode			Zweite Periode			Differenz
Lösungen	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse %	Lösungen	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse %	
H_2O LiCl 0,008 N	12	100 82	LiCl LiCl	18	72 78	+ 6
H_2O LiCl 0,008 N	12	100 72	LiCl LiCl	14	50 66	+ 16
H_2O $CaCl_2$ 0,008 N	12	100 62	$CaCl_2$ $CaCl_2$	18	63 75	+ 12
H_2O $CaCl_2$ 0,008 N	12	100 55	$CaCl_2$ $CaCl_2$	14	30 46	+ 16
H_2O $CaCl_2$ 0,008 N	12	100 60	$CaCl_2$ $CaCl_2$	21	23 71	+ 48
H_2O $CaCl_2$ 0,008 N	12	100 52	$CaCl_2$ $CaCl_2$	26	35 51	+ 16
H_2O $MgCl_2$ 0,010 N	14	100 79	$MgCl_2$ $MgCl_2$	23	60 68	+ 9
H_2O $MgCl_2$ 0,012 N	14	100 70	$MgCl_2$ $MgCl_2$	21	50 61	+ 11
H_2O $MgCl_2$ 0;020 N	13	100 75	$MgCl_2$ $MgCl_2$	24	41 48	+ 7
H_2O $MgCl_2$ 0,020 N	11	100 66	$MgCl_2$ $MgCl_2$	$14^1/_2$	42 45	+ 3
H_2O $MgCl_2$ 0,020 N	11	100 64	$MgCl_2$ $MgCl_2$	$13^1/_2$	49 53	+ 4
H_2O $MgCl_2$ 0,010 N	11	100 75	$MgCl_2$ $MgCl_2$	11	40 50	+ 10

Einwirkung derselben Salze überall schwächer als in den Fällen der Einwirkung derselben Salze auf die Pflanzen nach vorhergehender Kultur in reinem Wasser. Solch ein Charakter der Zuwüchse wird dennoch verständlich, sobald wir annehmen, daß in der ersten Periode die hemmende Wirkung der Salze durch die entgegengesetzte Wirkung des gelösten Sauerstoffes gedämpft wird. Hiermit kommen wir zugleich zu dem Schlusse, daß der Einfluß der wachstumshemmenden Salze mit der Zeit abnimmt, daß sich die Pflanzen an die Lösung gewissermaßen gewöhnen und allmählich ihr Reaktionsvermögen denselben Dosen von Reizstoffen gegenüber verlieren.

Bevor ich meine Betrachtungen über diese Frage abschließe, muß ich noch darauf hinweisen, daß wir in den Kulturen, unabhängig von der Wirkung der Salze auf den Protoplasten als temporäre Reizstoffe, stets mit einer toxischen Wirkung derselben zu rechnen haben, welche sich in der Depression der Zuwüchse infolge Beschädigung des Protoplasten äußert. Diese Beschädigungen der Keimlinge bestehen in teilweiser oder gänzlicher Veränderung der Farbe derselben oder in der Veränderung ihres Turgors, oder sogar in völligem Absterben der Pflanzen, wobei zu bemerken ist, daß eine solche Wirkung nicht nur denjenigen Salzen eigen ist, welche das Wachstum hemmen, sondern auch solchen salzartigen Stoffen, welche eine Erhöhung der Energie dieses komplizierten Prozesses hervorrufen. In allen solchen Fällen kann von einer Abschwächung der toxischen Wirkung bei anhaltender Einwirkung solcher Salzlösungen auf die Pflanze natürlich nicht die Rede sein. Im Gegenteil, ist eine Beschädigung des Protoplasten einmal da, so progressiert sie mit der Zeit mehr und mehr, und ich habe nie beobachten können, daß sich Pflanzen an schädliche Dosen von Salzen, Alkalien oder Säuren gewöhnen lassen. Aus diesem Grunde ist das Studium der oben erwähnten Ermüdungserscheinungen sehr schwierig, da gleichzeitig mit den Erscheinungen der Einbüßung seitens der Pflanzen ihrer Empfindlichkeit bestimmten Dosen dieses oder jenes Reizstoffes gegenüber auch die toxische Wirkung der zu untersuchenden Stoffe zunehmen kann, folglich kann sich auch die Wachstumsenergie verändern, welche wir als Kriterium der Reiz- und Ermüdungserscheinungen benützen. Überhaupt kann man die Wirkung der Salze als Wachstumserreger stets nur unter dem Schleier von Einwirkungen ganz anderer Art studieren, was die Lösung der Frage bedeutend erschwert. Es nicht außer acht zu lassen, daß die salzartigen Stoffe die Pflanzen nicht nur vergiften können, sondern daß sie auch in der Ernährung der Pflanze eine Rolle spielen können, daß sie die Umwandlung der Stoffe und die Tätigkeit der Fermente, die Durchlässigkeit der Zellmembranen, den Turgor der Zellen u. s. w. modifizieren können.

Nun gehe ich zur näheren Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen positiv wirkenden Reizstoffen über: zwischen Sauerstoff und Ammoniumsalzen.

Aus dem Vorhergehenden wissen wir bereits, daß Ammoniumsalze in schwachen Konzentrationen, ihrem Einflusse auf den Wachstumsgang nach, dem Sauerstoffe mit geringem Partialdruck gleichwertig sind. Beide Kategorien von Reizstoffen erhöhen die Wachstumsenergie sehr stark, beide wirken nur im Laufe der ersten 8—12 Stunden und rufen darnach eine Ermüdung der Pflanzen hervor, beide können einander schließlich vertreten als Stoffe (als Reagentien), deren Anwesenheit zur Äußerung des Wachstums notwendig ist (siehe p. 21, 22, Tab. XXXXVI, XXXXVII, LIV). Diese Übereinstimmung der Wirkungscharaktere beider Reizstoffe, die nach ihrer chemischen und physikalischen Natur so verschieden sind, ruft den Gedanken hervor, daß beide Reizstoffe in der Mechanik der Wachstumsprozesse ein und dieselbe bestimmte Rolle spielen, indem sie beide auf ein und dieselbe Gruppe von Eigenschaften des Protoplasten wirken. Bei eingehenderer Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen diesen beiden Reizstoffen gelingt es jedoch, auch einige Verschiedenheiten in dem Verhalten der Pflanzen zum Sauerstoffe und zu den Ammoniumsalzen zu beobachten. Und zwar äußern sich diese Verschiedenheiten in dem Momente, wenn wir es mit einem ermüdeten Protoplasten zu tun haben, der das Reaktionsvermögen weiteren Reizeinwirkungen seitens des Sauerstoffes und der Ammoniumsalze gegenüber verloren hat.

Die Entstehung der Ermüdung durch Einwirkung von Ammoniumsalzen wurde früher nicht eingehend genug von mir untersucht. Beim Untertauchen der Pflanzen in die Lösungen wirken, wie wir jetzt wissen, gleichzeitig sowohl der gelöste Sauerstoff als auch der salzartige Reizstoff. Das inerte Verhalten der Keimlinge in der zweiten Kulturperiode erscheint daher seiner Entstehung nach rätselhaft. Wir wissen nicht, entsteht das Fehlen jeglicher Reaktion auf die Wirkung des Ammoniumsalzes infolge veränderten Verhaltens des Protoplasten zu dieser ganzen Gruppe von Reizstoffen, oder infolge des Verlustes der Reizbarkeit dem Sauerstoffe gegenüber. Ebenso wissen wir nicht mit Bestimmtheit, ob der Protoplast nach Ermüdung durch den einen von den erwähnten Reizstoffen fähig ist, auf den anderen mit seiner früheren Energie zu reagieren.

Diese Fragen habe ich in speziellen Versuchen untersucht. Diese Versuche wurden in der gewöhnlichen Weise mit Hypokotylabschnitten von *Helianthus annuus*, 60 mm lang, zu 40 Exemplaren pro Portion, jede auf zwei Pharphorküvetten verteilt, bei 20° C im Thermostate ausgeführt. Der Wechsel der Lösungen am Schlusse der ersten Periode war mit einer Abspülung der Keimlinge in destilliertem Wasser verbunden. Die Zuwüchse für die erste und zweite Periode in reinem Wasser nehme ich = 100 an. In der Tabelle führe ich nur Daten in Prozenten an.

Aus Tabelle LVII ersehen wir, daß das Verbleiben der Pflanzen im Laufe von 11—15 Stunden in Lösungen von Ammoniumsalzen eine Erhöhung des Wachstums um 33—43 % nach sich zog; dafür verloren aber diese Pflanzen in der zweiten Periode ganz ihr Reaktionsvermögen auf die Einwirkung desselben Reizstoffes und die Zuwüchse in Salzlösungen unterschieden sich wenig von den Zuwüchsen in reinem Wasser. Aus den Versuchen erhellt ebenso, daß diese Ermüdung durchaus nicht der gleichzeitigen Wirkung des gelösten Sauerstoffes zuzuschreiben ist. Die vorhergehende Reizung der Pflanzen im Wasser im Laufe von 11—15 Stunden, in welcher Zeit der gelöste Sauerstoff die Pflanzen vollständig ermüden konnte, äußerte sich hernach durchaus nicht an der Reizbarkeit der Pflanzen den Ammoniumsalzen gegenüber; die Pflanzen reagierten nach der Kultur im Wasser mit derselben Energie auf die Ammoniumsalze wie frische Hypokotylabschnitte; oft waren bei ihnen sogar höhere Zuwüchse zu beobachten als an frischen Keimlingen in der ersten Periode unter dem Einflusse der Ammoniumsalze in denselben Konzentrationen.

Tabelle LVII. Hypokotylabschnitte von *Helianthus annuus* bei 20° C. Zuwüchse im Wasser in der ersten und zweiten Periode = 100. Nach Bemessung von ca. 1200 Keimlingen.

Erste Periode			Zweite Periode		
Lösungen	Stunden	Zuwüchse	Lösungen	Stunden	Zuwüchse
$(NH_4)_2SO_4$ 0,010 N H_2O	11	**133** 100	$(NH_4)_2SO_4$ 0,010 N	11	97 **173**
NH_4Cl 0,010 N H_2O	13	**141** 190	NH_4Cl 0,010 N	24	105 **151**
NH_4NO_3 0,008 N H_2O	14	**142** 100	NH_4NO_3 0,012 N	25	93 **149**
NH_4NO_3 0,008 N H_2O	14	**134** 100	NH_4NO_3 0,012 N	23	90 **131**
NH_4NO_3 0,008 N H_2O	15	**136** 100	NH_4NO_3 0,012 N	24	102 **133**
NH_4NO_3 0,008 N H_2O	12	**143** 100	NH_4NO_3 0,012 N	24	108 **154**

Somit gelangen wir zu der Schlußfolgerung, daß, wenn der Sauerstoff und die Ammoniumsalze inbezug auf Charakter und Dauer ihrer Wirkung auf das Wachstum einander auch sehr ähnlich sind und einander sogar vertreten können, die Pflanzen sich dennoch unabhängig und verschieden zu einem jeden dieser Reizstoffe verhalten, so daß die Pflanzen nach der Ermüdung durch einen dieser Reizstoffe ihre Wachstumsenergie unter dem Einflusse des anderen wiederum erhöhen können. Ein solches Verhalten der Pflanzen zu den Wachstumserregern scheint mir sehr zweckentsprechend zu sein, wenn man die Voraussetzung gelten läßt, daß die Reizwirkung eine der notwendigen Bedingungen zum Zustandekommen der Wachstumsprozesse ist.

Die schnelle Ermüdung des Protoplasten durch die Wirkung der Reizstoffe würde stets zu einem Stillstande des Wachstums führen, wenn die Pflanzen nicht die Fähigkeit besäßen, einen jeden der ähnlich wirkenden Reizstoffe einzeln und nacheinander auszunützen und nach der Ermüdung durch den einen derselben auf den andern zu reagieren.

Wahrscheinlich ist von diesem Standpunkte aus auch die zweifellose Tatsache zu beurteilen, daß die vorhergehende Einwirkung auf die Pflanze von Seiten wachstumshemmender Lösungen verschiedener salzartiger Stoffe die Effekte der Ammoniumsalze durchaus nicht schmälert. Ich führe hier einige Versuche mit $CaCl_2$ und $MgCl_2$ an:

Tabelle LVIII. *Helianthus annuus* bei 20° C.
Nach Bemessung von zirka 1100 Exemplaren.

Erste Periode			Zweite Periode		
Lösungen	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse %	Lösungen	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse %
NH_4NO_3 0,008 N	12	120	NH_4NO_3 0,008 N	21	99
H_2O		100			122
$CaCl_2$ 0,008 N		60			149
NH_4NO_3 0,008 N	12	133	NH_4NO_3 0,008 N	26	105
H_2O		100			144
$CaCl_2$ 0,008 N		52			185
NH_4Cl 0,020 N	11	132	NH_4Cl 0,020 N	14	114
H_2O		100			154
$MgCl_2$ 0,020 N		64			150
$NHCl_4$ 0,012 N	14	138	NH_4Cl 0,012 N	21	71
H_2O		100			137
$MgCl_2$ 0,012 N		70			137

In diesen Versuchen ist das Augenmerk zu allererst auf die Wirkung des NH_4Cl nach vorhergehender Einwirkung des $MgCl_2$

Tabelle LIX. *Helianthus annuus* bei 20° C;
Zuwüchse in der ersten und zweiten Periode in Wasser = 100;
Abspülung der Keimlinge und Wechsel der Lösungen am Schlusse der ersten Periode.
Nach Bemessung von zirka 2000 Hypokotylabschnitten.

Erste Periode			Zweite Periode		
Lösungen	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse, %	Lösungen	Versuchsdauer in Stunden	Zuwüchse, %
$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 N	14½	132	$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 N	$21^{1}/_{2}$	106
$(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ 0,005 N 0,005 N		96	$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 N		140
$MgCl_2$ 0,005 N		78	$MgCl_2$ 0,005 N		87
$(NH_4)_2SO_4$ 0,0075 N	10½	136	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0075 N	$14^{1}/_{2}$	—
$(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ 0,0075 N 0,0075 N		90	$(NH_4)_2SO_4$ 0,0075 N		145
$MgCl_2$ 0,0075 N		80	$MgCl_2$ 0,0075 N		79
$(NH_4)_2SO_4$ 0,010 N	9	148	$(NH_4)_2SO_4$ 0,010 N	9	99
$(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ 0,010 N 0,010 N		84	$(NH_4)_2SO_4$ 0,010 N		200
$MgCl_2$ 0,010 N		74	$MgCl_2$ 0,010 N		70
$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 N	13½	131	$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 N	23	97
$(NH_4)_2SO_4 + MgCl_2$ 0,005 N 0,005 N		94	$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 N		126
$MgCl_2$ 0,005 N		78	$MgCl_2$ 0,005 N		62
NH_4NO_3 0,005 N	12	133	NH_4NO_3 0,005 N	26	105
$NH_4NO_3 + CaCl_2$ 0,005 N 0,005 N		73	NH_4NO_3 0,005 N		147
$CaCl_2$ 0,005 N		52	$CaCl_2$ 0,005 N		51
NH_4NO_3 0,010 N	12	120	NH_4NO_3 0,010 N	21	99
$NH_4NO_3 + CaCl_2$ 0,010 N 0,010 N		74	NH_4NO_3 0,010 N		149
$CaCl_2$ 0,010 N		60	$CaCl_2$ 0,010 N		71

zu richten, d. h. auf die Wirkung zweier Salze mit gleichem Anion. Aus dem Vorhergehenden wissen wir bereits, daß die Anionen die Rolle positiver Wachstumserreger spielen können und daß sie folglich den Protoplasten auch ermüden können, dennoch war die Wirkung des Anionen Cl in Gegenwart des Kationen Mg nicht im geringsten von einer Ermüdung der Pflanzen dem Anionen Cl gegenüber begleitet, so daß die NH_4Cl-Lösung nach vorhergehender Wirkung der $MgCl_2$-Lösung die Wachstumsenergie der Hypokotylabschnitte mit Leichtigkeit erhöhte. Es ist daher auch kein Wunder, daß die Pflanzen in Gegenwart des Kationen Ca ihre Reizbarkeit gegen den neuen Anionen NO_3 der NH_4NO_3-Lösung trotz vorhergehender Reizung des Protoplasten durch den Anion Cl nicht einbüßten.

Man kann daher annehmen, daß die negativ wirkenden Kationen — Mg, Ca, Na usw. — im Leben der Pflanzen eine sozusagen beschützende Rolle spielen, indem sie eine vorzeitige Ermüdung des Protoplasten durch die Wirkung der Anionen, die in den Lösungen salzartiger Stoffe stets vorhanden sind, vorbeugen.

Diese Schlußfolgerung ist durch Versuche mit einfachen Lösungen schwer zu beweisen, da wir nicht imstande sind, die Ionen entgegengesetzter Ladung voneinander abzusondern. Eine Lösung der Frage ermöglichen jedoch die Versuche mit Salzgemischen. Und zwar bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß eine anhaltende Einwirkung auf die Pflanzen von Ammoniumsalzen in Gegenwart von $MgCl_2$ und $CaCl_2$ durchaus nicht mit einer Ermüdung der Pflanzen denselben gegenüber verbunden war, obwohl einfache Lösungen derselben Ammoniumsalze den vollen Verlust der Reizbarkeit der Pflanzen gegen weitere Einwirkungen derselben Reizstoffe nach sich zogen.

Die beschützende Rolle der Calcium- und Magnesiumchloride gegen die Ermüdung der Pflanzen durch die $(NH_4)_2SO_4$ und NH_4NO_3-Lösungen trat in diesen Versuchen ziemlich klar zu Tage.

In allen Fällen wirkten einfache Lösungen der Ammoniumsalze nur in der ersten Kulturperiode, während in der zweiten Periode die Keimlinge schon nicht mehr auf die Einwirkung derselben Reizstoffe zu reagieren vermochten. Auch in Gemischen mit $CaCl_2$ und $MgCl_2$ äußerten die Ammoniumsalze ihren Einfluß auf die Keimlinge: die Zuwüchse in den Gemischen übertrafen in allen Fällen die Zuwüchse in einfachen Chloridlösungen, was nur durch die entgegengesetzte Wirkung der Ammoniumsalze zu erklären ist. Trotzdem verloren die Pflanzen nach den Gemischen ihr Reaktionsvermögen auf äußere Reize nicht und ergaben hiernach in einfachen Lösungen von $(NH_4)_2SO_4$ und NH_4NO_3 ebenso hohe Zuwüchse, wie frische Keimlinge in denselben Salzlösungen.

Somit haben wir neben den in den vorhergehenden Studien dargelegten Erscheinungen der Paralysation der Effekte verschiedener Salze durch vorherrschende Mengen eines anderen Salzes beim Studium der Gemische der Salze auch noch mit einer besonderen beschützenden Wirkung ihrer Ionen aufeinander zu rechnen, einer Wirkung, welche den Protoplasten befähigt, sein

Reaktionsvermögen gegen Reizwirkungen der Salze unverändert zu erhalten, trotz anhaltendem Aufenthalte der Pflanzen in den Lösungen dieser temporär wirkenden Reizstoffe.

VII.

Rückblick.

Ruhende Zellen der Pflanzenorgane, wie auch ausgewachsene Teile der Pflanzen mit reduziertem Stoffwechsel, sind imstande, ohne Beschädigung ein längere Zeit anhaltendes sauerstoffreies Medium zu ertragen. Junge wachsende Zellen gehen im Gegenteil in Abwesenheit des Sauerstoffes bald zu Grunde mit den typischen Symptonen der Vergiftung des Protoplasten durch gewisse Produkte ihres Stoffwechsels. Diese Vergiftung tritt um so energischer hervor, je stärker die Pflanzen ihre Befähigung zum Wachstume und zur Metamorphose der organischen Verbindungen äußern. Auf Grund des Gesagten kann man denken, daß in den Atmungsprozessen die Oxydation einiger schädlichen Verbindungen vor sich geht, welche in den Momenten der höchsten Lebenstätigkeit des Protoplasten gebildet werden. Somit scheint der Sauerstoff im Leben der Pflanzen nicht nur die Rolle eines Lieferanten der Energie zu spielen, sondern auch die Rolle eines solchen Agenten, welcher eine lebensfähige Zusammensetzung des Protoplasten garantiert.

Die Luft mit normalem Gasbestande erscheint jedoch als ein für das Wachstum junger Pflanzen ungünstiges Medium. Das Wachstum geht stets energischer vor sich in verdünnter Atmosphäre, in Gasmischungen mit geringem Gehalte an Sauerstoff, im Wasser, welches nur unbedeutende Mengen Luft auflöst. Die Befeuchtung (Benetzung) der Pflanzen mittelst Bespritzung oder Guttation beschleunigt das Wachstumstempo ebenfalls infolgedessen, daß die befeuchtende Schicht Wasser die wachsenden Zellen von dem schädlichen Partialdruck des Sauerstoffes der Luft isoliert.

Diese Tatsachen sind vom rein energetischen Standpunkte der Betrachtung der Rolle des Sauerstoffes aus wenig verständlich. Ihre Bedeutung ist auch in dem Falle nicht klar, wenn man auf die Atmung als auf einen die Vergiftung der Pflanzen vorbeugenden Prozeß schaut. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die gewöhnliche Luft die günstigen Bedingungen für die Atmung besser garantiert, als das Wasser oder die verdünnte Atmosphäre, in welchen alle Symptome der sogenannten intramolekularen Atmung schroff zutage treten. Mir scheint es daher wahrscheinlich zu sein, daß der Sauerstoff als ein starkwirkender chemischer Reagent, einen besonders reizenden Einfluß auf das Plasma auszuüben vermag. Schwache Konzentrationen des Sauerstoffes erhöhen scheinbar die Arbeitsfähigkeit des Protoplasten und fördern hierdurch das Wachstum, während bedeutendere Mengen dieses Gases die jungen Zellen in ihrer Entwicklung zurückhalten und das Wachstum hemmen und aufhalten, wie dasselbe auch durch andere aktive Gase bewerkstelligt wird.

Die das Wachstum stimulierende Rolle des Sauerstoffes äußert sich sehr anschaulich in den Versuchen mit anaërobem Wachstum. Der Ersatz der Luft durch ein sauerstoffreies Medium zieht eine fast augenblickliche Sistierung des Wachstums nach sich. Die Vacuumstarre der Pflanzen wird hier ausschließlich durch den Mangel an Sauerstoff hervorgerufen, bei dessen Zutritt sich die Pflanzen aufs neue erholen und mit der früheren Energie wachsen. Der Sauerstoff als Atmungsproduzent ist jedoch nicht als ein zum Zustandekommen des Wachstumsprozesses unbedingt notwendiger Faktor anzusehen. Das Wachstum erneuert sich nach einiger Zeit auch in sauerstoffreiem Medium, d. h. ohne Beteiligung der Atmung, wobei es hier anfänglich langsam, dann stärker und stärker vor sich geht, und schließlich seine normale Intensität kurz vor dem Erscheinen der Vergiftungssymptome der Zellen durch die Produkte des anaëroben Stoffwechsels erreicht. Zwischen den Äußerungen des anaëroben Wachstums und den Vergiftungserscheinungen gelingt es wiederum, einen direkten Zusammenhang zu konstatieren: am schnellsten sterben die Zonen des energischsten anaëroben Wachstums ab, langsam wachsende Individuen und Zonen erhalten sich in sauerstoffreiem Medium länger, nicht wachsende Exemplare und Teile der Pflanzen ertragen sogar einen vieltägigen Aufenthalt in Abwesenheit des Sauerstoffes leicht. Dieser Umstand gibt Anlaß zu denken, daß die die Pflanzen vergiftenden Substanzen nach ihrer Anhäufung bis zu aktiven Konzentrationen, oder die dieselben begleitenden weniger schädlichen Verbindungen, einige Zeit eine Rolle als Reizstoffe des Protoplasten spielen und durch ihre stimulierende Wirkung auf die Zellen die für die Wachstumsäußerung notwendige stimulierende Wirkung des Sauerstoffes gleichsam ersetzen.

Es gelingt durch direkte Versuche, die Anwesenheit dergleichen Substanzen in den Zellen zu beweisen. Die Preßsäfte aus den Pflanzen (aus Hypokotylen der Sonnenblume) enthalten in solchem Maße starkwirkende Verbindungen, daß das aufgekochte durchsichtige Extrakt aus einem einzigen Keimlinge fähig ist, die Wachstumsenergie nicht weniger als zehn mit ihm identischer Keimlinge zu erhöhen, obgleich es in diesem Extrakt nur einige Milligramm trockener Substanz zu entdecken gelang. Bedeutendere Konzentrationen der Preßsäfte erschwerten im Gegenteil sichtlich die normale Wachstumsäußerung. Die Untersuchung zeigt ebenso, daß die verschiedenen Teile der Pflanzen die stimulierenden Substanzen nicht in gleichen Konzentrationen enthalten, so daß das stark verschiedene Entwickelungstempo der verschiedenen Zonen und Organe junger Pflanzen in Zusammenhang mit der ungleichen Stimulation ihrer Protoplasten durch die erwähnten Produkte des Stoffwechsels zu bringen ist. Die chemische Natur dieser Verbindungen bleibt einstweilen rätselhaft; doch zweifellos ist das, daß viele gewöhnliche salzartige Substanzen in noch höherem Maße befähigt sind, die Rolle der Wachstumserreger zu spielen und in dieser Hinsicht mit Erfolg die Rolle des freien Sauerstoffes und der soeben erwähnten stimulierenden Produkte des Stoffwechsels der Zellen zu ersetzen vermögen. In den Versuchen gelingt es eben, das anaërobe Erstarren, die Vaccuumstarre, der Pflanzen dadurch zu verhindern, daß die Objekte im Momente der Entfernung der Luft in ein Substrat gelegt werden, welches salzartige Substanzen enthält, die wissentlich fähig sind, das Wachstum unter normalen Bedingungen seiner Äußerung zu stimulieren. Schwache Lösungen der Säuren und Ammoniumsalze, welche an der Luft die Wachstumsenergie stark erhöhen, verhüten ebenfalls alle Symptome einer temporären Vaccuumstarre leicht, so daß in ihrer Anwesenheit der Austausch des normalen Mediums auf ein sauerstoffreies anfänglich fast gar nicht den Entwickelungsgang der jungen Pflanzen beeinflußt. Die Wirkung der Reizstoffe dieser Art ist jedoch weniger anhaltend als die Wirkung der Luft. Das anfänglich ziemlich starke Wachstum fängt bald an schwächer zu werden und erlöscht dann nicht selten noch vor dem Absterben der Pflanzen ganz, so daß die Pflanzen unter dem Einflusse der salzartigen Substanzen ($(NH_4)_3PO_4$) in sauerstoffreiem Medium geringere Zuwüchse ergeben als an der Luft, doch sind die Zuwüchse ungefähr dieselben, wie auch im Falle jenes spontanen anaëroben Wachstums mit vorhergehender Erstarrung, welches durch die reizenden Substanzen des eigenen Stoffwechsels verursacht wird. Da die Erschlaffung und schließliche Erlöschung des Wachstums stets auch unter normalen Lebensbedingungen der Pflanze wahrgenommen wird und die Kurve der großen Periode des Wachstums den Wachstumskurven unter dem Einflusse salzartiger Reizstoffe vollkommen analog ist, so könnte man denken, daß, unter welchen Bedingungen das Wachstum nicht vor sich ginge, wir es stets mit Erscheinungen einer temporären Reizung des Protoplasten durch chemische Reizstoffe verschiedener Arten zu tun haben. Diese Erwägung führt zu dem Gedanken, daß die Anwesenheit der Reizung eine der für das Zustandekommen der Wachstumsprozesse notwendigen Bedingungen ist.

Das Studium der Wirkung solcher universaler Reizstoffe, als die salzartigen Substanzen, verdient daher die allerernsteste Aufmerksamkeit.

Die von mir ausgeführte Untersuchung hat zweifellos dargelegt, daß die Wirkung der Alkalien, Säuren und Salze auf die Pflanzen durch den spezifischen Einfluß auf den Protoplasten seitens der die Lösung bildenden Ionen verursacht wird. Die Kationen und Anionen der meisten Verbindungen erwiesen sich als fähig, Effekte entgegengesetzten Charakters hervorzubringen. Die Anionen riefen stets, vielleicht infolge ihrer negativen Ladung, eine starke Erhöhung der Wachstumsenergie hervor, während die positiv geladenen Kationen das Wachstum hemmten. Die in den Lösungen salzartiger Substanzen beobachteten Wachstumseffekte waren daher Summareffekte der entgegengesetzt wirkenden Ionen, so daß es nach der Größe derselben in der Mehrheit der Fälle durchaus nicht gelang, näher zu bestimmen, in welchem Maße die einzelnen

Ionen fähig sind, die Wachstumsenergie der Pflanzen abzuändern. Es ist in den Salzlösungen oft nur unbedeutende Modifikationen der Zuwüchse zu konstatieren gelungen, während doch zu gleicher Zeit die Kationen und Anionen der verwendeten Verbindungen mit sehr großer Energie wirkten, indem sie ihre Tätigkeit gegenseitig paralisierten.

Die genauere Untersuchung der erörterten Summareffekte zeigte, daß in vielen Fällen die Kationen in den Lösungen das Übergewicht über die Anionen gewinnen, so daß die Wirkung der Mehrzahl der salzartigen Substanzen vorzugsweise durch die Ionen positiver Ladung bestimmt wurde. Daher war es oft möglich, die Effekte einer ganzen Reihe von Verbindungen mit einem und demselben bestimmten Kationen nach den Effekten irgend einer Verbindung mit demselben Kationen vorauszusagen. Durch die Vorherrschaft der Kationen ist auch der auf den ersten Blick sonderbare Umstand zu erklären, daß in schwachen Konzentrationen bei der Verdünnung der Lösung oder der Verlängerung der Versuchsdauer oft eine Erhöhung der schädlichen Wirkung einiger Salze wahrgenommen wurde. Das Vorhandensein derartiger Erscheinungen gibt Anlaß zur Vermutung solcher Wechselwirkungen zwischen den Ionen entgegengesetzter Ladung oder solcher Reaktionen derselben mit dem Protoplasten, welche eine Veränderung der ursprünglichen physikalisch-chemischen und physiologischen Eigenschaften der Ionen dieser oder jener Art hervorrufen. Diese Erscheinung erhält jedoch eine wahrscheinliche Erklärung auch in dem Falle, wenn man annimmt, daß die Ionen in den Lösungen frei und zugleich zur Äußerung ihrer ganzen spezifischen Aktivität befähigt bleiben. Die Sache besteht darin, daß der Einfluß der Ionen auf das Wachstum dem Anscheine nach denselben Gesetzen unterworfen ist, wie auch die Einwirkung der anderen typischen Reizstoffe auf den reizbaren Organismus. Die Versuche zeigen nämlich, daß sowohl die positive als auch die negative Reaktion der Pflanzen auf die Einwirkung der salzartigen Substanzen nur im Laufe einiger Zeit sich äußert, sodann aber infolge der Ermüdung oder Gewöhnung des Protoplasten an dieselben allmählich erlischt. Die Erneuerung dieser Reaktion gelingt nur im Falle einer Einwirkung mit erhöhteren Dosen der reizenden Substanz. Dem Anscheine nach ermüden die Anionen den Protoplasten schneller als die Kationen; kleine Dosen der Anionen aber erzeugen wahrscheinlich nur eine unbedeutende und kurzfristige Reizung. Durch die Nichtübereinstimmung der Wirkungsdauer der Ionen der einen und der anderen Art ist, nach meiner Ansicht, auch die obenerwähnte Vorherrschaft der Kationen in den Lösungen zu erklären.

Die Aufklärung dieses Umstandes wird wahrscheinlich die Möglichkeit geben, der Lösung der Frage über die wahre Größe der Effekte der einzelnen Ionen in Zukunft näherzutreten. Dieselben bleiben einstweilen vollständig unbekannt. Gegenwärtig ist es sogar schwer, auf die allgemeine Frage über die Bedeutung der Unterschiede in dem Bestande der Ionen in ihrer Wirkung auf die Pflanzen zu antworten. Es ist sehr möglich, daß der stimulierende Einfluß der Ionen, welcher durch die Ladungen derselben bestimmt wird, seinem Wesen nach mit der sogenannten toxischen Wirkung durchaus nicht übereinstimmt, welche zu allererst von den chemischen Eigenschaften jedes einzelnen Kationen und Anionen abhängt.

Wie in den einfachen Lösungen der salzartigen Substanzen, so gelingt es auch in den Gemischen derselben bald Summareffekte der die Lösungen bildenden Verbindungen, bald Erscheinungen einer vorherrschenden Wirkung der Ionen, wobei die Effekte der übrigen Ionen der Beseitigung unterliegen, zu konstatieren.

In zweifachen Gemischen positiver Wachstumsstimulanten tritt eine Summierung der Effekte nur dann ein, wenn beide Komponenten in nahe übereinstimmenden und verhältnismäßig schwachen Konzentrationen zugegen sind.

In Gemischen aus entgegengesetzt wirkenden Substanzen erfolgt eine Summierung der Effekte ebenfalls nur bei einem bestimmten Verhältnis der Konzentrationen beider Verbindungen zueinander, während in den Fällen eines bedeutenden Unterschiedes in dem quantitativen Komponentenbestande die Effekte des Gemisches gewöhnlich mit den Effekten der vorherrschenden Verbindung nahe übereinstimmen

Analoge Erscheinungen werden auch in den Gemischen schädlich wirkender Substanzen wahrgenommen, wo der Gesamteffekt der Lösungen meist durch diejenige Verbindung bestimmt wird, welche zur energischsten Depression der Wachstumsenergie der Hypokotyle befähigt ist. Die Wirkung komplizierterer gemischter Lösungen hängt ihrerseits von der quantitativen Zusammenstellung ihrer Komponenten ab, wobei auch hier oft nur einige Ionen eine vorherrschende Bedeutung erlangen, während den übrigen gegenüber der Protoplast unempfindlich bleibt. Im allgemeinen muß man im Auge behalten, daß die Reaktion des Organismus auf die Reizung durch Lösungen salzartiger Substanzen wenig von den Verschiedenheiten der chemischen Eigenschaften der einzelnen Ionen abhängt, obgleich es auch gelingt, einige spezifische Abweichungen in dem Verhalten der Pflanzen zu jeder einzelnen Lösung wahrzunehmen. Die Ladung und die Masse der Ionen spielen jedoch die Hauptrolle in der Reizung des Protoplasten. Daher läßt sich in Lösungen mit dem verschiedenartigsten Bestande, völlig unabhängig von irgend welchen physikalischen und chemischen Wechselwirkungen zwischen den Ionen, die allgemeine Erscheinung konstatieren, daß die physiologischen Effekte der Gemische den Effekten der wirkenden Komponenten nach Maßgabe der Veränderungen in der quantitativen Zusammenstellung der letzteren immer weniger und weniger entsprechen. Infolge dieses könnte man denken, daß die Ionen verschiedenen Ursprungs, indem sie in identischer Weise wirken, befähigt sind, einander zu ersetzen, so daß in einfachen Lösungen, zweifachen, dreifachen und sogar noch mehrfachen Salzgemischen der Protoplast gleichsam die Einwirkung nur zweier Gruppen von Ionen mit entgegengesetztem physikalischen und chemischen Charakter erfährt.

Dieser Umstand gestattet für viele der oben erwähnten Fälle, in denen die Effekte der Gemische den Effekten der dieselben bildenden Verbindungen nicht entsprachen, eine wahrscheinliche Erklärung zu geben. Wir begegnen hier dem Anscheine nach vor allen Dingen denselben Erscheinungen der ungleichzeitigen Ermüdung des Protoplasten durch die Ionen entgegengesetzter Ladung, welche weiter oben für einfache Lösungen bezeichnet waren. Es ist ohne besondere Erläuterungen deutlich, daß bei einer gewissen Dauer der Versuche die schädlich wirkenden Substanzen das Übergewicht gewinnen werden, falls die Empfindlichkeit des Protoplasten der positiven Verbindung gegenüber abnimmt und erlischt. Außerdem ist in Erinnerung zu behalten, daß wir, falls der Zusatz unbedeutender Mengen irgend eines Salzes zu der Lösung eines anderen Salzes nur eine Erhöhung der Konzentration dieses letzteren bedeutet, in den Gemischen der Salze dieselbe Veränderung der Effekte zu erwarten haben, welche in den Lösungen zweier nahestehenden Konzentrationen der vorherrschenden Verbindung wahrgenommen werden. Da die Reaktionsfähigkeit des Organismus begrenzt ist, und mit der Erhöhung der Mengen der Reizstoffe immer schwächere und schwächere Effekte erzielt werden, so ist es kein Wunder, daß die Zugabe unbedeutender Mengen einer Verbindung zu starken Lösungen einer anderen nicht immer eine Veränderung der Effekte nach sich zog, obgleich kleine Dosen dieser Verbindung auch eine Veränderung der Wachstumsenergie hervorriefen, wenn sie auf den frischen Protoplasten selbständig einwirkten.

Außer den erwähnten Fällen der Paralysation der Effekte etlicher Ionen in gemischten Lösungen hat man dem Anscheine nach auch noch mit den Erscheinungen einer erneuten Wirkung derjenigen Ionen zu rechnen, welche in den entsprechenden einfachen Lösungen der Substanzen nicht vermochten, den Protoplasten in irgendwie sichtbarem Grade zu erregen. In kompensierten Gemischen schädlich wirkender Verbindungen und schwächeren Gemischen aus Substanzen mit entgegengesetztem Charakter wird oft eine derart bedeutende Erhöhung der Zuwüchse beobachtet, daß die Effekte der Gemische den Effekten der Komponenten hier ebenfalls zuweilen nicht entsprechen. Die Versuche mit der Reizung des ermüdeten Protoplasten durch doppelte Mengen desselben Reizstoffes erhellen diesen Umstand. Die doppelte Menge der Anionen rief nämlich zuweilen eine bedeutendere Wirkung hervor als die doppelte Menge der Kationen, so daß die Größe der Zuwüchse in den neuen Lösungen zunahm, ungeachtet der Erhöhung der Konzentration der schädlich wirkenden Substanz. In kompensierten Gemischen zweier Salze, welche im Vergleiche zu den einfachen Lösungen eine doppelte Menge der Kationen und Anionen enthalten, müssen wir aus diesem Grunde ebenfalls erhöhte Zuwüchse, d. h. die Erscheinung der oben erörterten Unschädlichmachung der Salze durcheinander, erwarten.

Indem ich diese Erwägungen und Vermutungen darlege, möchte ich jetzt jedoch durchaus nicht die Frage im voraus lösen, in welchem Maße die durch Ionen einer bestimmten Ladung hervorgerufene Ermüdung die Empfänglichkeit der Pflanzen für Reizungen durch Ionen mit entgegengesetztem Charakter zu beeinflussen vermag.

Die Lösung dieser Kardinalfrage erfordert weitere Forschungen, und zudem ist auch überhaupt das ganze Problem von der Abhängigkeit des Wachstums von den chemischen und physikalischen Reizstoffen noch viel zu wenig erforscht, als daß man gegenwärtig tiefer in das Wesen der Reizungserscheinungen eindringen und für dieselben eine befriedigende Erklärung finden könnte.

In den diesbezüglichen Schlußfolgerungen ist Vorsicht umsomehr obwalten zu lassen, als wir beim Studium der Wirkungen der Salze auf die Pflanzen stets mit der gleichzeitigen Wirkung des Sauerstoffes in den Lösungen zu rechnen haben. Der Sauerstoff tritt hier ebenfalls als Wachstumserreger auf und die durch ihn verursachten Effekte treten in Kombinationen mit den Effekten der salzartigen Stoffe, indem sie die wirklichen Größen der Effekte der letzteren maskieren.

Die Wirkung des Sauerstoffes ist der Wirkung der Ammoniumsalze und der Säurelösungen ganz analog. Diese Reizstoffe sind gleich befähigt, im Laufe der ersten 8--12 Stunden die Wachstumsenergie zu erhöhen; sie können einander vertreten, falls einer dieser Stoffe in dem Medium fehlt; alle ermüden schließlich den Protoplasten, d. h. sie machen ihn unfähig, auf dieselben Dosen der Reizstoffe zu reagieren.

Die Ermüdung des Protoplasten ist jedoch streng spezifisch. Ist die Pflanze inbezug auf Sauerstoff ermüdet, so behält sie dann noch voll und ganz ihre Reizbarkeit gegen bestimmte Ammoniumsalze und Säurelösungen. Daher kann man durch Ersatz eines Reizstoffes durch einen anderen eine erhöhte Wachstumsenergie für eine bestimmte ziemlich lange Zeitdauer hervorrufen.

Auch die negativ wirkenden Stoffe hemmen die Ammoniumsalze in ihrer Wirkung auf die Pflanzen nicht, trotz der steten Gegenwart der positiv wirkenden Anionen in ihren Lösungen. Die Kationen Ca, Mg und andere spielen sogar eine besondere beschützende Rolle, indem sie die Ermüdung des Protoplasten durch die Wirkung der Anione und Ammoniumsalze vorbeugen. So verloren die Pflanzen in den gemischten Lösungen von $MgCl_2 + (NH_4)_2SO_4$ oder $CaCl_2 + NH_4NO_3$ ihre Reizbarkeit gegen nachfolgende Reizwirkungen von Seiten der Ammoniumsalze nicht, obgleich die einfachen Lösungen der letzteren in denselben Konzentrationen den Protoplasten völlig außerstand setzten, auf weitere Wirkungen derselben Reizstoffe zu reagieren. Infolge eines solchen Einflusses der negativ wirkenden Kationen auf das Wachstum der Pflanzen ist es daher sehr möglich, daß wir in Gemischen aus mehreren Salzen die positive Wirkung der Anionen im Laufe eines längeren Zeitraumes wahrnehmen werden, als in einfachen Lösungen der Salze; folglich begegnen wir hier aufs neue den oben erwähnten Erscheinungen der Unschädlichmachung der Salze untereinander und durcheinander.

VII.

Literatur.

Die sekundäre Wirkung des Wassers.

Burgerstein, Transpiration etc. Jena 1904. p. 176—197, 230—235, 240—243.

— Übersicht d. Unters. üb. d. Wasseraufnahme etc. (Gymnasial-Programm.) Wien 1891.

Czapek, Progressus rei bot. 1907.

Dandeno, Trans. Canad. Vol. 7. 1902. No. 14.

Goebel, Pflanzenbiol.

Schilder, 1893. p. 311.

Frank, Cohns Beiträge z. Biol. 1875. p. 31—86.

Jentys, Unters. d. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. II. 1888. p. 419—464.

Jaccard, Rev. gen. d. bot. T. 5. 1893. p. 289—302, 348—354, 382—388.

Karsten, Bot. Zeit. Bd. 46. 1888. p. 565—578, 581—589.

Mazé, Ann. d. l'Inst. Past. T. 14. 1900. p. 350—368.

Mer, Compt. rend. T. 88. 1879. p. 665 u. 1277.

Nabokich, Журн. Опыт. Агрон. Т. 2. 1901. p. 433—447.

— Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX. 1901. p. 222—236.

— Beihefte z. bot. Centralbl. Bd. XIII. 1903. p. 272—332.

— Временный анаэробіозъ. St. Petersburg 1905, und Landwirtschaftl. Jahrbücher. Bd. 38. 1908. p. 51—195.

— Протоколъ Кружка Люб. Ест. Ново-Алекс. Инст. 1905.

— Экономъ. 1906. No. 3, 4 u. 5. p. 19, 35.

Nemetz, Pringsh. Jahrb. Bd. 36. 1901. p. 80—178.

Perseke, Über Formveränd. d. Wurz. Dissert. Leipzig 1877. p. 15.

Sachs, Arb. d. bot. Inst. Würzb. Bd. 1. 1874. p. 385—474.

Schaible, Fünfstücks Beitr. z. Wiss. Bot. Bd. IV. 1901. p. 94—149.

Schwarz, Unters. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. 1. 1883. p. 135—188.

Vöchting, Organbildung etc. Bonn 1878. p. 118—144.

Wacker, Pringsheims Jahrb. f. w. Bot. Bd. 32. 1898. p. 70—116.

Wieler, Unters. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. 1. 1883. p. 189—232.

— Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX. 1901.

— Beihefte z. bot. Centralbl. Bd. XIII. 1903. p. 431—436.

Vacuumstarre.

Bennet, Bot. Gaz. Vol. 37. 1904.

Bert, La pression barom. Paris 1878.

Bousingault, Chem. agricole etc. T. 4. 1868. p. 335.

Celakowsky, jun. Bul. d. l'ac. d. Sc. Bohême. 1898.

Clark, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 4. 1887. p. 273—280.

Correns, Flora. 1892. p. 87—151.

Demoor, Archiv d. Biol. Vol. 13. 1894.

Detmer, Landw. Jahrb. Bd. II. 1882. p. 213—232. — Sitzber. d. Jenaisch. Ges. f. Med. Bd. VII. 1881.

Drude, Flora. Bd. 92. 1903. p. 205—251.

Dutrochet, Memoire p. serv. à l'hist. anat. et physiol. Bruxelles 1837. p. 269—287 etc.

Godlewski i Polseniusz, Bull. l'Ac. de Sc. Cracovie. 1901. p. 289—276.
Godlewsky, Ibid. 1904. p. 115—158.
Fletcher, Mem. Departement agric. India. Vol. 2. 1908. p. 1—16.
Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.
Kühne, Unters. über d. Protoplasma etc. 1864.
— Zeitschr. f. Biol. Bd. 36. 1898. p. 425 u. a.
Kabsch, Bot. Zeit. Bd. 20. 1862. p. 341—348, 353—361.
Molisch, Situngsber. d. Wien. Akad. 1884. Abt. I. Juli.
Möller, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 2. 1884. p. 35—41, 306—321.
Nabokich, Журн. Оп. Агрон. Bd. I. 1900. p. 660—666. Siehe ebenfalls die oben aufgezählten Arbeiten.
Neljubow, Bot. Centralbl. Bd. 10. 1901. p. 128. — Проток. С.-Пб. Общ. Ест. 1900. Почвовѣдѣніе. 1901. No. 2.
Palladin, Значеніе кислорода для растеній. 1885. Москва.
Polowzow Warwara, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 26a. 1908. p. 50—68.
Pringsheim, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 5. 1888. p. 294—307.
Ritter, Flora. Bd. 86. 1898. p. 329—360.
Sachs, Flora. Bd. 21 (46). 1863. p. 449—459, 465—472, 481—489, 497—508.
Samassa, Bot. Centralbl. 1898. Ref.
Takahashi, Bull. Coll. Agric. Tokyo. Vol. 6. 1905. p. 339—442.
Wortmann, Bot. Zeit. Bd. 22. 1884. p. 705—713. 1889. No. 14.
— Über d. Bezieh. d. intramol. Atmung etc. Würzburg 1879.

Wechselwirkung der Ionen und Salze in den Lösungen.

Atteberg, Svenska Moork För. Tidsk. 1891. p. 191.
Barratt, Zeitschr. Allg. Physiol. Bd. 4. 1904. p. 439—484.
Barratt and Coehn, Ibid. Bd. 5. 1905. p. 1—9. — Ibid. Bd. 5. 1905. p. 10—33, 73—94.
Benecke, Bot. Zeit. Bd. 56. 1898. Abt. 1. p. 83; Bd. 61. 1903. Abt. 1. p. 79; Bd. 62. 1904. Abt. 2. p. 113.
— Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 25. 1907. p. 322—337.
Behrens, Centralbl. f. Bakt. Bd. 4. 1898. p. 637.
Bial, Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 40. 1902. p. 513—534.
Boehm, Sitzungsber. Wien. Acad. Bd. 71. 1875. p. 287—304.
Bokorny, Bot. Centralbl. Bd. 72. 1895. p. 1.
— Centralbl. f. Bakt. Bd. 18. 1907. p. 173—175.
Breazeale, Bot. Gazette. Vol. 41. 1906. p. 54—63.
Bruch, Landw. Jahrbücher. Bd. XXX. 1901. Ergänzungsbd. III. p. 127; Bd. 32. 1903. p. 517.
Bull. of Coll. Agric. Tokyo: Susuki, Vol. IV. p. 69; Vol. VI. p. 347; Aso, Vol. IV. p. 361; Vol. V. p. 495; Vol. VI. p. 97; Katayama, Vol. VI. p. 103; Fucuta, Vol. VI. p. 371; Daikuhara, Vol. V, p. 501; Namikawa, Vol. VII. p. 57; Takeuchi, Vol. VII. p. 579; vol. VII. p. 583; Kanomata, Vol. VII. p. 599; Jokoyama, Vol. VII. p. 613; Takeuchi, Vol. VII. p. 623—629; siehe Bull. of the Imper. Central Agricultural Experiment. stat. Japan: Daiakura, 1905. Vol. I. p. 13, 17. 23.
Buller, Ann. of Botany. Vol. 14. 1900.
Burlingham, Americ. Chem. Society. Vol. XXIX. 1907. p. 1095—1112.

By Percy g. Stiles, Ibid. Vol. 8. 1903. p. 269—272.
Cameron a. Breazeale, Journ. of physic. Chem. Vol. 8. 1904. p. 1—13.
Clark, Journ. of physic. Chem. Vol. 5. 1901. p. 289—316.
— Bot. Gazette. Vol. 13. 1902. p. 26.
Coupin, Rev. gen. bot. Vol. 10. 1898. p. 177—190.
— Compt. rend. T. 130. 1900. p. 791—793.
— Rev. gen. bot. T. 12. 1900. p. 177—193.
Czapek, Biochemie. Bd. I. 1905.
Czapek, Biochem. d. Pflanzen. Bd. 2. 1905. p. 847.
Dandeno, Americ. Journ. Science. Vol. 17. 1904. p. 437—458.
— Trans. Can. Inst. Vol. 7. p. 315.
Deberain et Demoussy, Ann. agron. 1901. p. 553.
Demoussy, Ann. agronomique. 1901. p. 257.
Dojarenko, Журн. Опытн. Агр. 1903. p. 186.
Dreser, Archiv f. exp. Path. u. Pharm. Bd. 32. 1893. p. 456—466.
Duggar, Trans. of the Ac. of sc. St.-Luis. Vol. 16. 1906. p. 473—489.
Fischer, Americ. Journ. of Physiol. Vol. 10. 1904. p. 345—351.
— Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 25. 1907. p. 108—122.
Fluri, Flora. Bd. 99. 1908. p. 81—126.
Galeotti, Biol. Centralbl. Bd. 21. 1901. p. 321.
Gedroiz, Журн. Оп. Агрон. Bd. 6. 1905. p. 705—720.
Gössel, Chem. Zeit. 1903. p. 252; Verhandl. d. Naturforscher-Versamml. Kassel. Bd. II. 1903. p. 101.
Grafe u. Portheim, Sitzungsbericht d. Wiener Acad. Bd. 115. 1906. p. 1003.
Groß, Pflügers Archiv. Bd. 99. 1903. p. 264—322.
Grützner, Pflügers Archiv. Bd. 53. 1892. p. 92. — Ibid. Bd. 58 u. 69. 1894.
Hamburger, Archiv f. Anat. und Physiol. 1886 u. 1887.
Heald, Bot. Gazette. Vol. 22. 1896. p. 125.
Hornberger u. Raumer, Landw. Jahrb. Bd. 11. 1882. p. 359.
Iwanoff, Centralbl. f. Bakt. Abt. 2. Bd. XIII. 1904. p. 139—144.
Javillier, Ann. Inst. Past. T. 22. 1908. p. 720—727.
Jennings, Journ. of Physiol. Vol. 21. 1897. p. 258.
Jensen, Bot. Gazette. Vol. 43. 1907. p. 11—44.
Jermakoff, Журн. Оп. Агр. VI. 1905. p. 403—436.
Kahlenberg, Pharmaceut. Rev. Vol. 15. Milwaukee 1897.
— Zeitschr. f. Hyg. etc. Bd. 25. 1897. p. 103.
Kahlenberg a. Austin, Journ. of physic. Chem. Vol. 4. 1900. p. 553—569.
Kahlenberg and Mehl, Journ. of Physical Chem. Vol. 4. 1900. p. 553.
Kahlenberg a. True, Journ. Amer. med. Assoc. 1896.
— Bot. Gazette. Vol. 22. 1896. p. 81—124.
Kearney et Cameron, Report. U. S. Depart. Agricult. 71. 1902; siehe Kearney, Science. Vol. XVII. 1903. p. 386.
Kniep, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 43. 1906. p. 215—270.
Konowaloff, Журн. Оп. Агр. VIII. 1907. p. 257—280.
Krönig u. Paul (u. Fischer), Zeitschr. f. Hyg. und Infektionskrankh. Bd. 25. 1897. p. 1—112.
Kusano, Bot. Magaz. Vol. 21. Tokyo 1907. p. 143—153.
Laughridge, California Stat. Bull. 133. p. 42.
Liebenberg, Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 84. 1881. Abt. 1. p. 434.

Lillie, Amer. Journ. Physiol. Vol. 5. 1901. p. 56—85. — Ibid. Vol. 7. 1902. p. 25—55. — Ibid. Vol. 10. 1904. p. 419—443. — Ibid. Vol. 16. 1906. p. 117—128. — Ibid. Vol. 17. p. 89—141. — Ibid. Vol. 21. 1908. p. 200—220.

Le Renard. Compt. rend. T. 143. 1906. p. 607—608.

Loeb, Pflügers Archiv. Bd. 65. 1897.

— Festschrift f. Tieck. Braunschweig 1899.

— Amer. Journ. Physiol. Vol. 3. 1899. p. 135. — Ibid. 1900. p. 327. — Ibid. 1900. p. 383. — Ibid. 1900. p. 434. — Ibid. Vol. 5. 1901. p. 362—373. — Ibid. Vol. 6. 1902. p. 411—433.

— Pflügers Archiv. Bd. 88. 1902. p. 68—78. — Ibid. Bd. 91. 1902. p. 248—264.

Loeb and Gies, Ibid. Bd. 93. 1903. p. 246—268. — Ibid. Bd. 97. 1903. p. 394—409. — Ibid. Bd. 101. 1904. p. 340—348. — Ibid. Bd. 107. 1905. p. 252—262. — Ibid. Bd. 113. 1906. p. 487—511. — Ibid. Bd. 118. p. 181—204.

— Vorlesungen über d. Dynamik d. Lebensersch. Leipzig 1906.

— Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Leipzig 1906.

— Pflügers Archiv. Bd. 115. 1906. p. 564—582.

Loew, Flora. Bd. 75 (50). 1892. p. 368—394.

Loew, Landw. Versuchsst. Bd. 41. 1892. p. 467.

— Bot. Centralbl. Bd. 63. 1895. p. 168. Bd. 64. 1896. p. 434. Bd. 74. 1898. p. 257.

— Bull. Coll. of Agric. Tokyo. Vol. II. 1896. No. 6. — Loew and Honda, Vol. IV. 1902. p. 381. 1906. Vol. VII. p. 7—12.

— Die Chemische Energie der lebenden Zellen. München 1899. p. 32 u. a.

— U. S. Depart. of Agricult. Bulletin No. 18. 1899. Washington.

— U. S. Depart. of Agriculture. 1901. Bull. No. 1, d. Bureau of pl. Industry.

— U. S. Depart. of agric. Bureau of plant industry. 1903. p. 69. Bull. No. 45. Washington; ebenso: Landw. Jahrbücher. Bd. 31. 1902. p. 561; Bd. 32. 1903. p. 509; Bd. 94. 1905. p. 131; Bd. 35. 1906. p. 527; Flora. Bd. 92. 1903. p. 489; Bd. 94. 1905. p. 330; Zeitschr. f. landw. Versuchswesen Oesterreichs: Bd. VIII. 1905. p. 583 u. 603; Chemische Zeitung. 1903. p. 1225; Журналъ Опытной Агрономіп. 1903. p. 186; Ann. Agronomique. 1901. p. 317.

Loew, F. A., Science. II. Vol. 18. 1903. p. 304—308.

Loew and Aso, Bull. Coll. Agric. Tokyo. Vol. 3. 1907. p. 395—409.

Mc. Guigan, Ibid. Vol. 10. 1904. p. 444—451.

Mathews, Journ. of the Boston Soc. of Medic. Sc. Vol. 5. 1901. p. 349.

— Science. Vol. 15. 1902. p. 492—498. — Ibid. Vol. 17. p. 436.

— Americ. Journ. Physiol. Vol. 10. 1904. p. 290—323. — Ibid. Vol. 11. 1904. p. 237—249. — Ibid. Vol. 11. 1904. p. 455—495.

— and Brown, Ibid. Vol. 12. 1904. p. 172—175. — Ibid. Vol. 12. 1905. p. 419—443. — Ibid. Vol. 14. 1905. p. 203—230. — Ibid. Vol. 18. 1907. p. 58—63.

Maxwell, Amer. Journ. of Physiol. Vol. 13. 1905. p. 154—170.

Maxwell and Hill, Ibid. Vol. 7. 1902. p. 409—411.

Meier, Land. Jahrb. Bd. 33. 1904. p. 371.

Micheels, Compt. rend. T. 143. 1906. p. 1181—1182. — Bull. Soc. Chim. Belgique. T. 21. 1906. p. 198—199.

Micheels et de Heen, Bull. Acad. roy. Belgique. 1905. p. 263—271, 310—326, 394—398, 520—523; 1907. p. 119—121, 1027—1028.

Migula, Über d. Einfluß starkverdünnter Säuren auf Algenzellen. Bresl. 1888.

Nägeli (u. Kramer), Oligodynam. Erschein. Zürich 1893.

Newcombe a. Rhodes, Bot. Gazette. Vol. 37. 1904. p. 23—35.

Neilson, Americ. Journ. of Physiol. Vol. 7. 1902. p. 405—408.

Nikitinsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904.

Osterhout, Bot. Gazette. Vol. 42. 1906. p. 127—134. — Univ. of Calif. publ. Botany. Vol. 2. 1906. p. 231—236.

— Journ. of biol. Chem. Vol. 1. 1906. p. 363—369.

— Univ. of Calif. publ. Bot. Vol. 2. 1907. p. 317—318.

— Bot. Gazette. Vol. 44. 1907. p. 259—272.

— Univ. of Calif. publ. Bot. Vol. III. 1908. p. 331—337, 339—340.

— Bot. Gazette. Vol. 45. 1908. p. 117—124.

Ostwald, Zeitschr. f. physik. Ch. Bd. 13. 1894. p. 377.

Ostwald Wolfgang, Pflügers Archiv. Bd. 106. 1905. p. 568. — Ibid. Bd. 120. 1907. p. 19—30.

Parker and Metcalf, Americ. Journ. of Physiol. Vol. 17. 1906. p. 55—74.

Paul u. Krönig, Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 21. 1896. p. 414—450.

Paus, Centralbl. f. Bakt. Abt. 1. Orig. Bd. 45. 1907. p. 81—90.

Peters, Ibid. Vol. 17. 1906. p. 443—477. — Ibid. Vol. 18. 1907. p. 321—346. — Ibid. Vol. 21. 1908. p. 105—125.

— Die Nährstoffe der Pflanze. Wien 1886.

Pfeffer, Pflanzenphysiol. Bd. 1. 1897. p. 428.

Plowmann, Amer. Journ. Science. Vol. 14. 1902. p. 129—132.

Portheim, Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. CX. 1901. Abt. 1.

Portheim u. Samec, Flora. Bd. 94. 1905. p. 263.

Portheim u. Samec, Wiener-Festschrift. 1908. p. 112—124.

Raumer, Landw. Versuchsst. Bd. 29. 1883. p. 253.

Raumer u. Kellermann, Landw. Versuchsst. Bd. 25. 1880. p. 25.

Richter, Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 1901. Bd. 7. p. 417—429.

— Compt. rend. T. 132. 1901. p. 523.

Ritter, Ber. d. d. bot. Ges. 1907. — О дѣйствіп растворовъ солеи etc. Moscou 1908.

Römer, München. med. Wochenschr. 1898. p. 298.

Rothert, Bot. Zeit. Bd. 64. 1906. p. 43—52.

Sabbatani, Memor. R. Accad. Sc. Turino. T. 51. 1902. p. 267—305. T. 52. p. 213—257.

Scheuerlen, Die Bedeutung d. Molekularzustandes d. Desinfektionsmittel etc. Straßburg 1895.

Scheuerlen u. Spiro, München. med. Wochenschr. 1897. No. 4.

Scurlen, Ibid. 1897. No. 29.

Schulz, Прот. С.-Пб. Общ. Ест. Bd. XXVIII. 1897.

Seiß, Zeitschr. f. landw. Versuchsw. Oesterr. Bd. 10. 1907. p. 88.

Sigmund, Jahresber. d. Staatsrealschule in Karolinenthal. 1902.

Stier, Verhalten der Wurzelhärchen gegen Lösungen. Kiel 1903.

Stevens, Bot. Gazette. Vol. 26. 1898. p. 337—406.

Spiro u. Bruns, Archiv f. exp. Path. u. Pharm. Bd. 21. 1898. p. 355—374.

Swingle, Bull. U. S. Depart. Agr. Washington 1896. No. 9.

Towle, Americ. Journ. of Physiol. Vol. 12. 1904. p. 220—236.

True, Americ. Journ. of Sciences. Vol. 9. 1900. p. 183—192.
True, Pharm. Rev. Vol. 15. p. 152.
True and Gies, Bull. Torr. Bot. Club. Vol. 30. 1903. p. 390—402.
True a. Hunkel, Bot. Centralbl. Bd. 76. 1898. p. 289—295, 321—327, 361—368; 391—398.
True a. Ogleve, Science. II. Vol. 19. 1904. p. 421—424.
— Bot. Gazette. Vol. 39. 1905. p. 1—21.
Ulbricht, Landw. Versuchswesen in Preußen. 1892. p. 48. 1893. p. 43. 1894. p. 51. 1895. p. 124.
— Landw. Versuchsst. Bd. 52. 1899. p. 383.
Wächter, Centralbl. f. Bakt. Abt. 2. Bd. 19. 1907. p. 176—184, 272—288.
Wehmer, Zeitschr. f. Spiritusind. 1901.
Whitney a. Cameron, 1903. Bull. U. S. Dept. agr., Bureau of soils. 23.
Wütrich, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 2. 1892. p. 16—31, 81—94.
Zehl, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8. 1908. p. 140—190.
Zoethaut, Americ. Journ. of Physiol. Vol. 7. 1902. p. 199—202. — Ibid. Vol. 7. 1902. p. 320—324. — Ibid. Vol. 10. 1904. p. 211—221. — Ibid. Vol. 10. 1904. p. 324—334. — Ibid. Vol. 10. 1904. p. 373—377.

Chaemotropismus.

Baylíß, Ann. of Bot. Vol. 21. 1907. p. 387—405.
Buchner, Berlin. klin. Wochenschr. 1890.
Cholodnyj, Зап. Кіевск. Общ. Ест. Bd. 20. 1906. p. 105—147; Bd. 22. 1908. p. 239—249.
Gaßner, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 25. 1907. p. 26—38.
Goldberger, Zeitschr. f. Biol. Bd. 42. 1902. p. 503—581.
Haberland, Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 99. 1890.
Jennings and Grosby, Amer. Journ. Physiol. Vol. 2. 1899. p. 311—341; Vol. 3. 1900. p. 229—260, 355—379; Vol. 6. 1901. p. 31—37, 233—250.
Kniep, Jahrb. f. wiss. Bot. 1906.
Lidforss, Lunds Univ. Arsskrift. Bd. 37. 1902 (?). p. 1—29; Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17. 1899. p. 236—242; Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41. 1904. p. 65—87; Ber. d. d. bot. Ges. 1905. Bd. 23. p. 314—316.
Lilienfeld, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 23. 1905; Beihefte z. bot. Centralbl. Bd. 19. 1905.
Liwingston, Bull. Torr. Bot. Cl. Vol. 32. 1905. p. 1—34.
Löwenherz, Zeitschr. f. Pflanzenkr. Bd. 15. 1905.
Loev, Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 111. Abt. 3.
Massart, Archiv. de Biol. T. 9. 1886. p. 515—570; Bull. Acad. Belg. 1891. Vol. 22.
Miyoshi, Bot. Zeitg. 1894. p. 1—27; Journ. Coll. of Science. Tokyo. Vol. X. 1897. p. 11.
Molisch, Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. 111.
Newcombe and Rhodes, Bot. Gazette. Vol. 37. 1904. p. 23—35.
Overton, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 3. 1888.
Pfeffer, Unters. bot. Inst. Tübingen. Bd. 2. 1886—1888. p. 582—661; Bd. 1. 1884. p. 469, 363; Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 1. 1883. p. 532—533.
Kusano, Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 21. 1907. p. 143—153.

Rothert, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7. 1907. p. 142—164; Flora. Bd. 88. 1901.
Sammet, Untersuch. üb. Chemotropismus etc. Leipzig 1905.
Schellenberg, Flora. Bd. 96. 1906. p. 474—500.
Schibata, Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 19. 1905; Jahrb. f. wiss. Bot. 1905.
Stange, Bot. Zeitg. 1890. p. 140.
Terry, Amer. Journ. Physiol. Vol. 15. 1906. p. 235—243.
Wortmann, Bot. Zeitg. 1887. p. 812.

Die Wirkung salzartiger Substanzen.

Artari, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41. 1904. p. 593, Bd. 43. 1906. p. 211.
Beauverie, Etud. s. l. polymorphisme etc. 1900. Paris.
Benecke, Bot. Zeitg. Bd. 62. 1904. p. 113, 126.
Bessey, Flora. Bd. 93. 1904. p. 323.
Bokorny, Pflügers Archiv. 1889. p. 199—219; Bd. 59. 1895. p. 557—562; Bd. 110. 1905. p. 174—226; Bd. 111. 1906. p. 341—375; Allg. Brauer- und Hopfenzeitg. 1906; Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 18. 1907. p. 171—173; Centralbl. f. Bakt. AAbt. II. Bd. 21. 1908. p. 193—197.
Copeland and Kahlenberg, Trans. Wisc. Acad. Vol. 12. 1899. p. 454—474.
Copeland, Bot. Gazette. Vol. 35. 1903. p. 81—98, 160—183.
Coupin, Compt. rend. T. 132. 1901. p. 645—647; T. 131. 1901; T. 132. 1901. p. 1582.
Deveaux, Compt. rend. T. 132. 1901. p. 717.
Dixon, Notes f. the Bot. School, Trinity Coll., Dublin. 1902. p. 187.
Eschenhagen, Über d. Einfluß der Lösungen etc. Stolp 1889.
Gerneck, Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 21. 1907. p. 221.
Guthrie and Helms, Agr. Gaz. New South Wales. 1903. p. 114; 1904. p. 29; 1905. p. 85.
Harter, Bull. U. S. Dept. Agr., Bureau of Animal. Industry. 79.
Hattori, Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo. Vol. 15. 1901. p. 3.
Kakehi and Baba. Bot. Magaz., Tokyo. Vol. 21. 1907. p. 133—203.
Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. 1900. p. 108.
— Die Bedingungen d. Fortpflanzung etc. 1896.
Korentschewsky, Arch. exp. Path. und Pharm. Bd. 49. 1902. p. 7—31.
Lewandowsky, Archiv f. Hygiene. Bd. 49. 1904. p. 47.
Livingston, Bot. Gazette. Vol. 30. 1900. p. 289—317; Vol. 32. 1901. p. 292—302; Vol. 40. 1905. p. 178—195; Bull. U. S. Dept. Agr. 1905. Bureau of Soils. 28.
Lövinson, Bot. Centralbl. Bd. 83. 1900. p. 1—12, 33—43, 185—195, 209—224.
Mayenburg, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901. p. 390.
Matzushita, Zeitschr. f. Hygiene. Bd. 35. 1900. p. 394.
Meißner, Akkomodationsfähigkeit ein. Schimmelpilze. Leipzig 1902.
Miano, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 19. 1901. p. 461.
Nabokich, Ber. d. d. bot. Ges. 1903.
Nasaroff, Журн. Оп. Агр. Bd. 6. 1905. p. 678—685.
Onc, Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo. Vol. 13. 1900. p. 141—186.
Overton, Zeitschr. f. physik. Chemie. Bd. 21. 1897. p. 189—209.

Pantanelli, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904. Bd. 40. p. 330.
Paulesco, Journ. d. Physiol. et Path. Gen. T. 6. 1904. p. 629—644, 855—861.
Pulst, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1902.
Raciborski, Flora. Bd. 32. 1896. p. 110—113; Bull. Acad. d. Sc. Cracovie. 1905. p. 461—471; 1908. p. 48—49.
Reed, Ann. of Bot. Vol. 21. 1907. p. 501—543.
Richter, Flora. 1892. p. 4.
Richet, Biochem. Zeitschr. Bd. 11. 1908. p. 273—281.
Risselberghe, Reaction osmotique d. l. cellules etc. Bruxelles 1899. p. 1—101.
Schander, Landw. Jahrb. Bd. 33. 1904. p. 517—584.
Trebaux, Flora. Bd. 92. 1903. p. 1—32 (sep.)
Wehmer, Chem. Zeitg. Bd. 25. 1901. p. 49.
Woods, Bot. Gazette. Vol. 18. 1893. p. 304.
Uouk, Oesterr. bot. Zeitschr. Bd. 58. 1908. p. 236—243.

Narkotische Substanzen.

Becquerel, Compt. rend. T. 140. 1905. p. 1049.
Claude Bérnard, Leçons s. l. phénom. d. l. vie. etc. Paris 1878.
Burgerstein, Verh. d. k. Zool. bot. Ges. Wien. 1908. p. 243—262.
Coupin, Compt. rend. T. 129. 1899. p. 561.
Darvin, Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 190. 1898. p. 531.
Dixon, Proceed. K. Irish. Acad. Dublin. Ser. B. Vol. 4. 1908. p. 618.
Drude, Sitzungsber. d. k. Ges. f. Bot. u. Gartenbau „Flora“ zu Dresden. Bd. 6. 1903; Bd. 7. 1904.
Dubois, Rev. gen. d. sc. pures et appliqu. 1891. p. 561.
Elfing, Ofvörsigt af Finska Vetenskaps Soc. Förhandlingar. T. 28. 1886.
Errera, Bot. Zeitg. 1884.
Farmer and Waller, Bot. Centralbl. Bd. 74. 1898. p. 377.
Gerassimow, Flora. Bd. 94. 1905. p. 79.
Johannsen, Ätherverfahren etc. Jena 1900; Jena 1906. Bot. Centralbl. Bd. 68. 1896. p. 337.
Kaufmann, Einwirkung d. Anaesthetica etc. Erlangen 1899.
Kosinski, Pringsheims Jahrb. 1901.
Morkowin, Вліяніе анэстезирующихъ и ядовитыхъ веществъ на дыханіе. Варшава 1901.
Overton, Studien ü. Narkose. Jena 1901.
Rothert, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39.
Schmid, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 19. 1901.
Steyer, Reizkrümmungen b. Phycomyces. Pegau 1901.
Towsend, Bot. Gazette. Vol. 27. 1899. p. 458; Vol. 31. 1901. p. 241; Annal. of Botan. Vol. 11. 1897. p. 509.

Anatomische Studien über die Früchte der Anacardiaceen-Gattungen Mauria und Euroschinus.

Von

Th. Herzog, Zürich.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Die interessanten Strukturverhältnisse, welche bei einer Untersuchung der Früchte von *Mauria boliviana* zu Tage traten, veranlaßten mich, den Fruchtbau der übrigen Arten der Gattung und der, wie es schien, nächst verwandten Gattung *Euroschinus* eingehender zu studieren.

Obwohl schon die kurzen Angaben in Engler und Prantls Natürl. Pflanzenfamilien die bestehenden Unterschiede zwischen den beiden Gattungen zum guten Teil hervorheben, so wird es doch nützlich sein, auch auf die feineren Strukturverschiedenheiten näher einzutreten. Die a. a. O. abgebildete Frucht von *Euroschinus obtusifolius* gleicht nämlich den Früchten von *Mauria* bis auf die Anheftungsstelle des Samens und die Richtung des Stämmchens so sehr, daß man wenigstens in der Fruchthülle eine völlige Übereinstimmung vermuten könnte.

Die auf die Früchte bezügliche Beschreibung bei Engler und Prantl lautet:

„*Euroschinus.* Steinfrucht fleischig, zusammengedrückt eiförmig, mit seitwärts am Scheitel stehenden Griffelrudiment, harzreich, mit dünnem, krustigem Endocarp. Keimling mit sehr dünnen, flachen Keimblättern und nach oben gewendetem, nicht anliegendem, gegen den Nabel hingekehrtem Stämmchen.

Mauria. Steinfrucht zusammengedrückt, mit dünnem, pergamentartigem Endocarp. Samen seitlich ansitzend, zusammengedrückt, wie die vorigen ohne Nährgewebe. Keimling mit dünnen, flachen Keimblättern und kurzem, zurückgebogenem Stämmchen.“

Formell ist es wohl richtig, die Früchte von *Mauria* als Steinfrüchte zu bezeichnen, doch kann dieser Terminus leicht eine falsche Vorstellung erzeugen. So sehr die Bezeichnung bei *Euroschinus* am Platze ist, wo ein dickes, wohl differenziertes, in einem Fall *(E. falcatus)* sogar steinhartes Endocarp den Samen umhüllt, so wenig anschaulich wirkt dieselbe bei *Mauria,* wo die Fruchthülle lediglich einen fleischigen Sack darstellt, dessen innerste Zellschicht man zwar wohl als Endocarp ansprechen kann, die aber als ein sehr flaches Pflasterepithel untrennbar mit dem Mesokarp verwachsen ist und nie etwa als Steinkern von der fleischigen Hülle des Exo- und Mesocarps unterscheidbar wird.

Über die Anheftung des Samens kann ich mich kurz halten. Während derselbe bei *Euroschinus* direkt von dem Scheitel des Fruchtfaches herabhängt, ist er bei *Mauria* seitlich vom Scheitel angeheftet, doch verläuft der Funiculus als abgeflachtes, bandartiges Gebilde noch bis unter den Scheitel, um dann umzubiegen und den Samen in die gleiche Lage wie bei *Euroschinus* zu bringen. (Fig. 1, 2 und 3.)

Dagegen muß ich bei dem Bau der Fruchthülle etwas länger verweilen. Betrachten wir zunächst die Verhältnisse bei der Gattung *Mauria,* deren sämtliche untersuchte Arten bis auf ganz unwesentliche Kleinigkeiten in den Früchten vollkommen miteinander übereinstimmen. Die Frucht der Mauriaarten ist stets schief verkehrt eiförmig und seitlich etwas zusammengedrückt; durch die asymmetrische Ausbildung derselben erscheint der undeutlich dreikopfige Griffel wie bei *Euroschinus* seitwärts vom Scheitel verschoben. In frischem und reifem Zustande sind die Früchte der *Mauria boliviana* — der einzigen Art, die ich am Standort gesehen habe — matt topasgelb und opalisierend durchscheinend, aber wenig glänzend. Schneidet man eine solche fleischig-weiche Frucht durch, so zeigt sich die ganze Wandung äußerst reich an einem gelben, dickflüssig-harzigen Sekret, das einen überaus charakteristischen penetranten Geruch ausströmt. Denselben Geruch findet man völlig übereinstimmend auch bei den anderen Arten, z. B. *M. Birringo, heterophylla, subserrata* und *aurantiodora,* selbst an alten Herbarexemplaren, wie sie mir von diesen zur Untersuchung vorlagen. Das Vorkommen des Harzes ist bei allen Arten an ein mehrschichtiges Parenchymgewebe gebunden; dasselbe liegt peripher in der Fruchtwand und wird nur von einer einschichtigen Epidermis mit stark verdickten Außen-

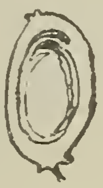


Fig. 1.

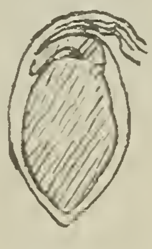


Fig. 2.

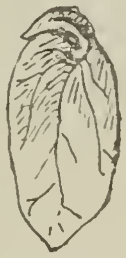


Fig. 3.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine reife Frucht von *Mauria boliviana*, nat. Größe.
Fig. 2. Samen von *M. boliviana*, dreimal vergrößert.
Fig. 3. Keimling von *M. boliviana*, viermal vergrößert.

wänden bedeckt. Das Sekret füllt in goldgelben Tropfen oder Klumpen beinahe das ganze Lumen der annähernd isodiametrischen etwas dickwandigen Zellen aus.

Nach einwärts folgen darauf dünnwandigere, tangential etwas abgeplattete Zellen, die man als Beginn des Mesocarps ansehen kann. Diese enthalten kein Harz, sind aber bei dem meisten Herbarmaterial von Gerbstoff erfüllt. Das Mesocarp ist nun bei *Mauria* sehr eigenartig und charakteristisch ausgebildet; dasselbe wird nämlich von gangartigen Hohlräumen durchsetzt, die in der Längsrichtung durch Leisten voneinander geschieden sind. Auf Querschnitten zeigen sich diese Hohlräume als weite, etwa ovale, im Radialdurchmesser gestreckte Fenster, zwischen denen sich — ebenfalls in radialer Richtung — die Trennungsleisten brückenartig ausspannen. In der Regel bildet diese Kammerzone einen einfachen Kreis; nur wo die Gewebeleisten nicht genau in der Längsrichtung verlaufen und dann zuweilen sich teilen und miteinander anastomosieren, trifft man selten in radialer Richtung noch einen Gang eingeschaltet. Die Leisten, die sich übrigens auch von innen gesehen durch das zarte glatte Endocarp hindurch gut ausprägen, bestehen aus radialgestreckten, lockeren Zellen, zwischen welchen hier und da einige dünne Bastfaserelemente und

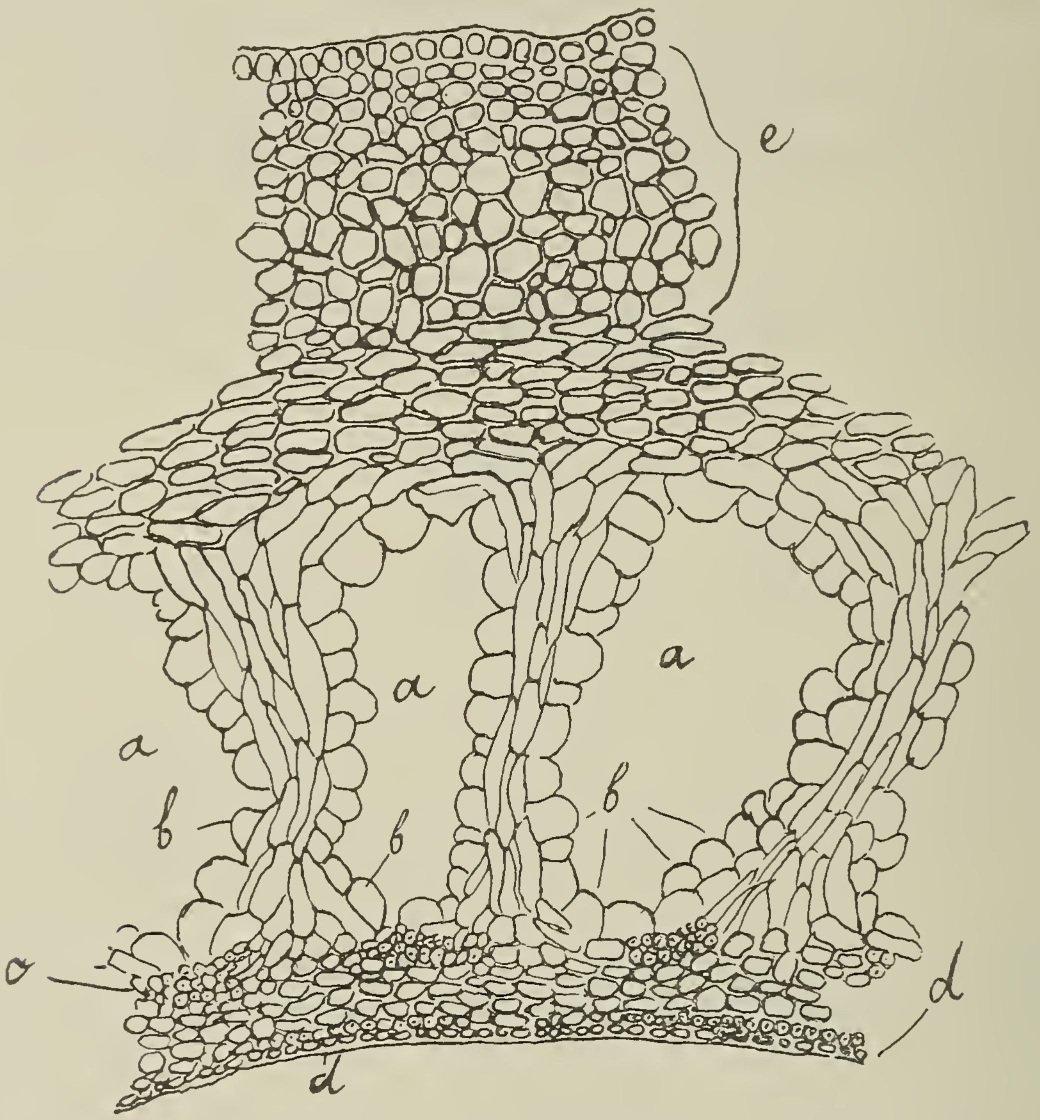


Fig. 4. Querschnitt durch das Pericarp von *Mauria boliviana.*
a Gänge im Mesocarp; *b* Schleimzellen; *c* Gefäßbündel; *d* Endocarp; *e* Sekretführende Schichten.

Gefäße verlaufen. Dieselben stammen aus der die Kammer nach innen begrenzenden Schicht des Mesocarps, wo sie zu Bündeln vereinigt meist in den Zwischenräumen zwischen den Leisten verlaufen und nach diesen hin zuweilen kleine Zweige aussenden. (Fig. 4.) Das eigentümlichste an diesen Hohlräumen ist jedoch das ihre Wände auskleidende Epithel. Es besteht aus großen, äußerst dünnwandigen, blasenförmigen Zellen, die, wie Perlen nebeneinander gesetzt, sich an den Seitenwänden gegenseitig abplatten, mit der freien Wand jedoch völlig rund gewölbt in den Hohlraum vortreten. Ihr Inhalt erwies sich nach seinem physikalischen Verhalten als ein stark quellbarer Schleim. An trockenen, nicht zu dünnen Schnitten ließ er sich als krümelige Masse in den Zellen nachweisen. Bei Zutritt von Wasser quoll er jedoch stark auf und bewirkte eine Prallspannung der Blasenwände, aber ohne daß dabei die krümelige Masse ganz verschwand. Ein Rest derselben ist weniger quellbar und bleibt nahezu unverändert. Auf Wasserentzug durch Zusatz von Alkohol reagierte der Schleim sofort durch Ausscheidung von krümeligen Körnchen. Ob diese Zellen als Wasserspeicher funktionieren, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, obwohl es sehr wahrscheinlich ist. Die Hohlräume dürften, wie ich später ausführen werde, lediglich umgewandelte und erweiterte Sekretgänge sein. Eine Verbindung derselben mit der Oberfläche, die etwa das Eindringen von Wasser gestatten würde, konnte ich nicht nachweisen. Sie scheinen auch keine Luft zu enthalten; denn lufthaltiges Gewebe pflegt in der Durchsicht dunkel zu wirken, während die Fruchthülle bei *Mauria* deutlich durchscheinend ist. Auf diese Eigenschaft komme ich aber noch später zu sprechen.

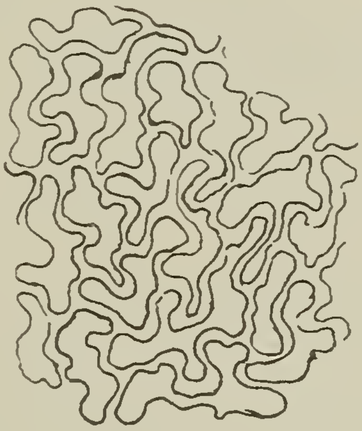


Fig. 5. Flächenansicht der Endocarpzellen von *Mauria heterophylla.*

Die das Gangsystem nach innen begrenzenden Schichten des Mesocarps bestehen wieder aus mehr oder weniger parenchymatischen Zellen und werden unter dem „Endocarp“ von Bastfaserbändern versteift. Das „Endocarp“ selbst besteht, wie schon erwähnt, nur aus einer einzigen Lage von abgeplatteten Zellen, die ein eigentliches Pflasterepithel bilden. Die Form dieser Zellen ist bei den verschiedenen Arten verschieden. Oft treten, wie bei *M. boliviana* und *Birringo* in der Flächenansicht die Seitenwände nur wenig hervor, so daß die ganze Oberfläche wie aus einem Guß zu bestehen scheint. Bei *M. heterophylla* dagegen läßt sich das aus Zellen mit stark hin- und hergebogenen, verdickten Wänden gebildete Mosaik deutlich erkennen (Fig. 5). Bei dieser letzteren scheinen die Endodermiszellen auch Schleim zu führen. Sowohl auf Quer- als auf Flächenschnitten konnte ich hier eine bei Wasserzusatz wasserhell quellende und rasch zerfließende Substanz beobachten, die in den unverletzten Zellen als eine Anhäufung von kleinen Körnchen erschien. An den Schnitträndern aus verletzten Zellen austretende Körnchen wurden im Wasser völlig durchsichtig und nahmen an Umfang etwas zu, doch sah ich sie nie völlig zerfließen; dagegen konnte ich wahrnehmen, wie eine von ihnen abfließende wasserhelle Substanz sich ringsum ausbreitete, sich mit dem Wasser vermengte und spurlos darin aufging. Obwohl bei *M. boliviana* und *Birringo* ebenfalls ein krümeliger Inhalt der Endodermzellen vorhanden zu sein scheint, gelang es mir doch nicht, hier auch eine quellbare Substanz nachzuweisen. Vielleicht ist ihre Quellbarkeit geringer als bei *M. heterophylla* und war möglicherweise auch durch den Zustand des getrockneten Materials beeinflußt.

Wenden wir uns danach zu der Gattung *Euroschinus*. Hier ist der Fruchtbau nicht so gleichartig wie bei *Mauria*. Wenn aber auch im einzelnen, besonders im Mesocarp Unterschiede zwischen den Arten zu bestehen scheinen, so besitzen sie doch auch ein allen Gemeinsames, nämlich die Struktur des Endocarps, das sich hier überall scharf differenziert vom Mesocarp abhebt und unverkennbar die Rolle einer mechanisch wirksamen Schutzschicht übernommen hat. Das letztere läßt sich wenigstens mit Bestimmtheit von *E. obtusifolius* und *falcatus* behaupten, während bei *E. verrucosus*, dessen reife Frucht zwar allem Anschein nach dieselben Verhältnisse zeigen dürfte, in den untersuchten, noch nicht vollreifen Früchten nur Andeutungen davon zu sehen waren.

Vielleicht lassen sich auch die im Mesocarp beobachteten Unterschiede auf verschiedene Reife- und Erhaltungszustände des untersuchten Materials zurückführen, so daß also auch die Gattung *Euroschinus* einheitlicher gestaltet wäre, als es zunächst den Anschein hatte. (Fig. 6 und 7.)

Im Prinzip ist das Mesocarp demjenigen von *Mauria* sehr ähnlich; auch bei *Euroschinus* ist es von jenen gangartigen Hohlräumen in der Längsrichtung durchzogen, doch sind diese im Querschnitt als rundliche oder tangential etwas gestreckte Fenster erscheinenden Gänge nicht auf einen einzigen Kreis beschränkt, sondern sind in wenigstens zwei Kreisen angeordnet oder unregelmäßig, aber sehr zahlreich durchs Mesocarp verteilt. Es mag dies aus dem beigegebenen Schema von *E. verrucosus* deutlich werden. Bei *E. falcatus*, der, nach der steinigen Ausbildung seines Endocarpes zu schließen, die reifsten Früchte besaß, gelang es mir nicht, diese Hohlräume nachzuweisen. Hier klaffte zwischen dem Endocarp und dem Pericarp eine breite Lücke, so daß also das steinige Endocarp vom Pericarp völlig losgelöst war. Ich halte wohl für möglich, daß diese Loslösung durch Zerstörung des lacunösen Mesocarps zustande gekommen war, obwohl ich nirgends Reste desselben beobachten konnte. Immerhin war die Begrenzung des Pericarps gegen innen nicht scharf; es ging vielmehr in ein unregelmäßig zerrissenes Gewebe über. Die Möglichkeit eines Vorhandenseins der bei den beiden andern Arten nachgewiesenen Gänge ist also auch hier noch offen.

Bei *E. verrucosus*, dessen jugendliche Früchte eine Untersuchung des Mesocarps am meisten begünstigten, war das die Gänge auskleidende Epithel sehr deutlich zu beobachten und zeigte hier, wie auch bei *E. obtusifolius,* in der Form der Zellen deutliche Übereinstimmung mit den Blasenzellen von *Mauria*. Ihr Inhalt unterscheidet sie jedoch ganz wesentlich von jenen. Während bei *Mauria,* wie erwähnt, ein echtes Schleimepithel vorliegt, sind die Wandungszellen der Hohlräume von *Eurochinus verrucosus* mit einem gelben, harzigen, in Alkohol teilweise löslichen Sekret gefüllt. Bei *E. obtusifolius* konnte ich über die Natur des Sekrets keine Sicherheit erlangen, da die Epithelzellen dort großenteils zerstört waren.

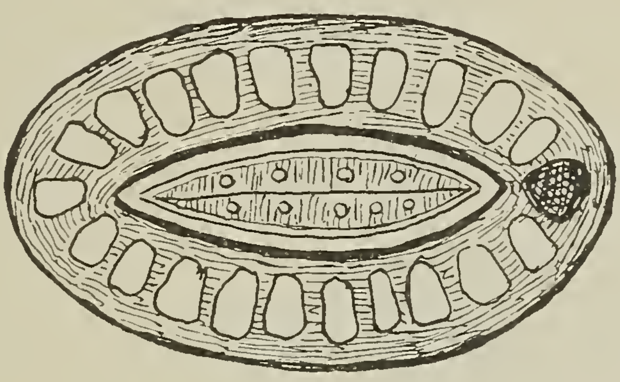


Fig. 6. Schematischer Querschnitt durch eine Frucht von *M. boliviana.*

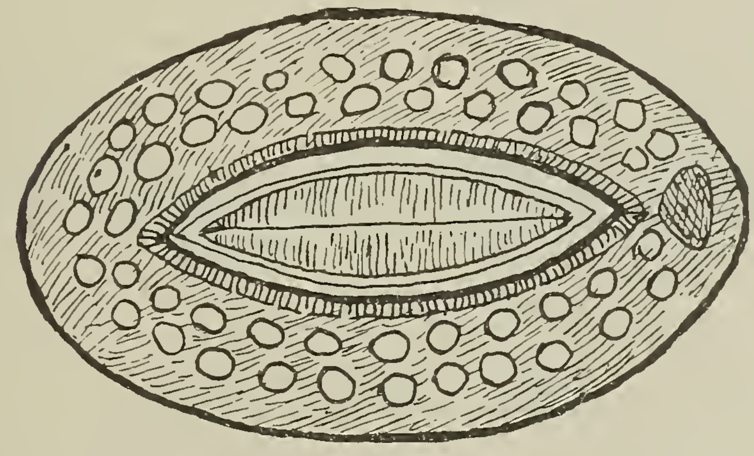


Fig. 7. Schematischer Querschnitt durch eine Frucht von *Euroschinus verrucosus.*

Wenn wir dieses verschiedene Verhalten der beiden Gattungen entwicklungsgeschichtlich zu deuten versuchen, so dürfen wir wohl die Annahme machen, daß *Mauria* einen neueren Typus gegenüber *Euroschinus* darstellt, ohne deshalb einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen beiden konstruieren zu wollen. Da das

Pericarp aus umgewandelten Blattorganen besteht, so wird es ohne weiteres erlaubt sein, die bei *Euroschinus* auftretenden Hohlräume mit harzerfülltem Epithel als den Sekretgängen der Laubblätter homologe Gebilde aufzufassen. Letztere sind ja für die Anacardiaceen sehr charakteristisch. Bei *Mauria* hätte sich dann ein Funktionswechsel insofern eingestellt, als die Harzabsonderung in die äußeren Parenchymschichten des Pericarps verlegt wurde, während das Epithel der Gänge zur Schleimbildung überging. Vom Nützlichkeitsstandpunkt betrachtet jedenfalls eine Vervollkommnung, aber auch rein konstruktiv eine organische Fortentwicklung! Die Vorrichtungen, die *Euroschinus* mit seinem von Harzgängen durchzogenen Mesocarp und dem dicken Endocarp zum Schutz des zarten Embryos trifft, werden bei *Mauria* durch gleichwertige Konstruktionen ersetzt, jedoch mit einem für den Embryo sehr wesentlichen Fortschritt, nämlich der erhöhten Durchsichtigkeit des Pericarps. Ich verschiebe die Besprechung dieser Eigenschaft auf den Schluß und wende mich wieder dem Bau der Fruchthülle von *Euroschinus* zu.

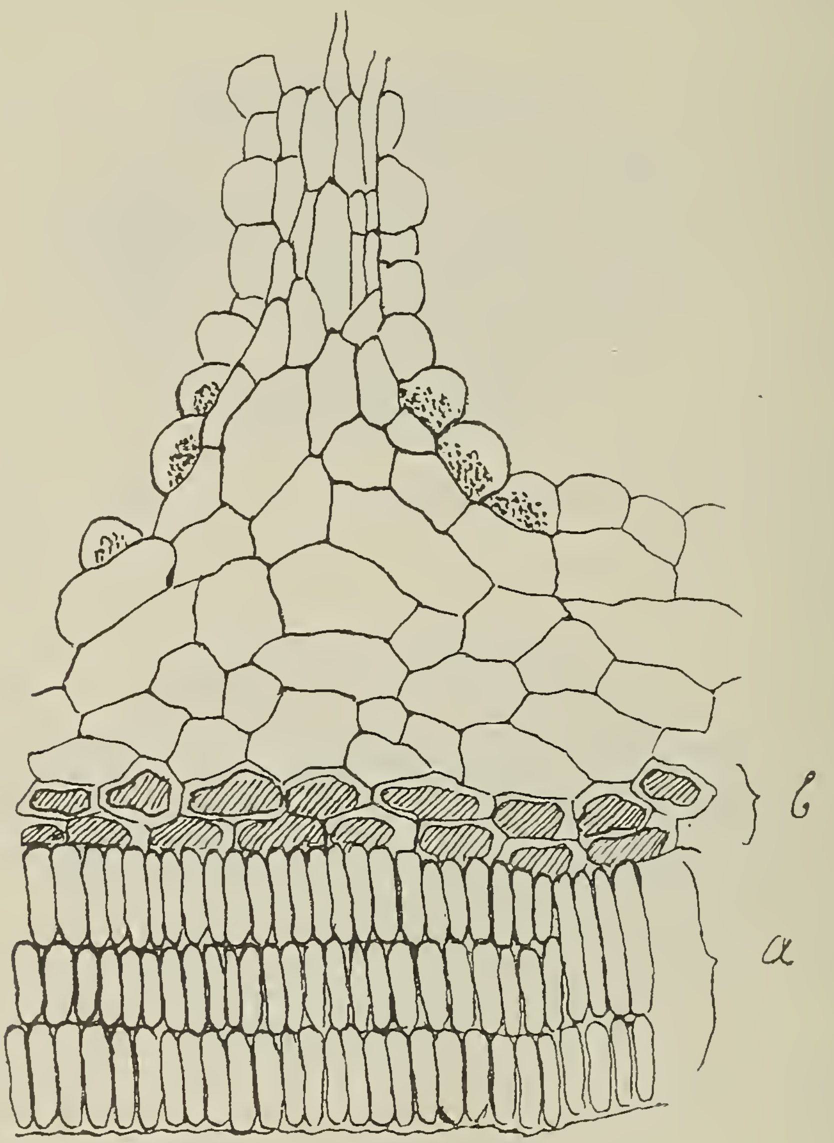


Fig. 8. Endocarp und ein Teil des Mesocarps von *Euroschinus obtusifolius*. *a* Endocarp, *b* Zellen mit Gerbstoffinhalt.

Wir gelangen zum Endocarp (Fig. 8 u. 9). Durch dieses unterscheiden sich die Früchte von *Euroschinus* von denen der Gattung *Mauria* am meisten. Ich muß von den Verhältnissen bei *E. verrucosus* absehen, wo ich das Endocarp in noch unfertigem Zustande antraf, und schildere daher nur die beiden anderen untersuchten Arten. Sowohl bei *E. obtusifolius* als bei *E. falcatus* besteht das Endocarp aus drei, durch deutliche Grenzlinien gegeneinander abgehobenen Schichten von stäbchenförmigen, in radialer Richtung orientierten, äußerst stark fast bis zum Schwund des Lumens verdickten Zellen. Daraus resultiert ein sehr festes, knorpeliges bis steinhartes Gewebe. Im Querschnitt zeigen diese Stabzellen eine meist sechseckige Gestalt, so daß die einzelne Zelle ein langgestrecktes sechsseitiges Prisma darstellt. Bei *E. obtusifolius* sind alle drei Schichten durchaus gleichwertig ausgebildet, hier und da gehen auf kurze Strecken die drei Schichten unter Streckung der Elemente der mittleren Zellage in zwei Schichten über, ohne daß aber die Gesamtdicke des Endocarps an diesen Stellen eine wesentliche Einbuße erlitte. Sonst aber ist das Endocarp hier sehr gleichartig gebaut. Bei *E. falcatus* kommt es dagegen zu einer deutlichen Differenzierung der drei Schichten (Fig. 10). Die äußerste Schicht unterscheidet sich von der bei *E. obtusifolius* in keiner Weise, die mittlere hebt sich aber durch Verkürzung ihrer Zellen und Gerbstoffgehalt als schmales, dunkles Band von den beiden anderen Schichten deutlich ab. Am stärksten ist jedoch die innerste Schicht verändert. Dieselbe übertrifft an Mächtigkeit die beiden äußeren zusammengenommen noch ganz bedeutend. Ihre Zellelemente sind auf höchst eigenartige Weise durch wiederholte seichte Einschnürungen zu bisquitförmigen Stäben umgeformt, die infolgedessen unzertrennbar zu einer steinharten Schicht zusammengefügt werden. Zur Erläuterung der Einzelheiten kann auf die beigegebene Textfigur hingewiesen werden (Fig. 10).

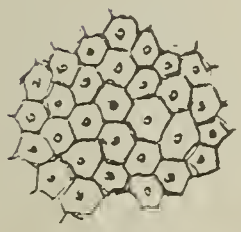


Fig. 9.
Querschnitt durch die Prismenzellen des Endocarps von *Euroschinus obtusifolius*.

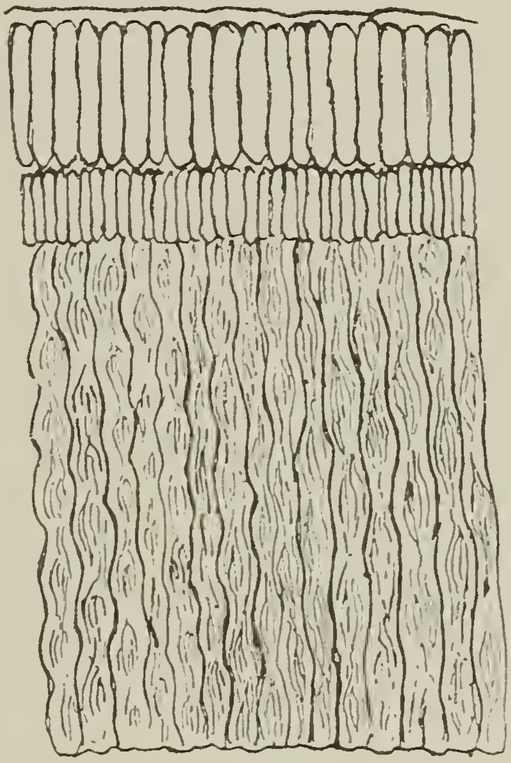


Fig. 10.
Querschnitt durch das Endocarp von *E. falcatus*.

Es wäre zum Schluß noch, so weit als möglich, auf den Samen und seine biologischen Eigentümlichkeiten kurz einzugehen. Bei beiden Gattungen fehlt dem Samen ein Nährgewebe vollständig. Öffnen wir eine reife Frucht von *M. boliviana*, so finden wir in der häutigen Testa wie in einem Täschchen eingeschlossen einen jungen Keimling mit flachen Keimblättern. Diese sind schon in der geschlossenen Frucht rein grün, vermögen also zu assimilieren, d. h. der Keimling führt noch im Samen eingeschlossen ein selbständiges Leben; er liegt vollständig frei in der Samenhülle und wächst aus eigner Kraft so weit heran, bis er die Samentasche vollkommen ausfüllt. Hierfür ist es ihm nun zweifellos von höchster Bedeutung, daß das Pericarp durchscheinend ist. Denn ob ohne Lichtzufuhr die Bildung von grünem Farbstoff und Assimilation bei höheren Pflanzen möglich sei, ist auch trotz der scheinbaren Ausnahme bei *Eriobotrya* und anderen noch nicht sicher nachgewiesen. Jedenfalls ist es, selbst wenn wir die Möglichkeit eines Assimilationsprozesses ohne Licht einräumen wollen, von größtem Vorteil, wenn den jungen Keimpflanzen Licht zur Verfügung steht. Und in dieser Beziehung scheint mir *Mauria* gegenüber *Euroschinus* vorgeschritten. Auch letzterer hat Samen ohne Nährgewebe und dünnen, wie es nach dem trockenen Material scheint, gleichfalls grünen Kotyledonen. Daraus darf man wohl auch bei ihm auf eine — wenngleich nicht so starke — Durchleuchtbarkeit des Pericarps indirekt schließen. Andrerseits dürfte der Besitz grüner Keimlinge dafür sprechen, daß sich die Gattung auf dem Wege befindet, ihr Endocarp zu reduzieren, d. h. sich in ihrer Struktur dem Typus von *Mauria* zu nähern. Der erste Schritt zu einer solchen Umgestaltung scheint mir demnach vom Embryo auszugehen, indem er die erste Möglichkeit zur Assimilation ergreift, sich von der Mutterpflanze teilweise emanzipiert und nun direkt auf die Ausbildung des Pericarpes — in diesem Falle Reduktion des Endocarps — Einfluß gewinnt. So stelle wenigstens ich mir den Entwicklungsgang vor.

Über die Keimung selbst wissen wir gar nichts. Die Maurien sind Bewohner trockener Gebiete, so daß die Samen sicher imstande sein müssen, die kurze Regenzeit zur Keimung auszunützen. Ob zu diesem Zweck das Pericarp zerstört wird, ist unsicher, jedoch in anbetracht des Fäulnis hemmenden Harzgehaltes der Früchte nicht wahrscheinlich. An eine Verbreitung der Samen durch Vögel zu denken, wird schwer angehen, da das scharf schmeckende Fruchtfleisch der Maurien wahrscheinlich überhaupt verschmäht wird. Sollten die Früchte jedoch von Vögeln gefressen werden, so hätte die Pflanze sicher keinen Vorteil davon, da hierbei — wenigstens bei *Mauria* — der eines mechanischen Schutzes völlig entbehrende Samen sicher zerstört würde.

9 AUG. 1910

6 DEC. 1910

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVI.
Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.
Heft 2.

1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 22. November 1910.

Inhalt.

Seite

Renner, Über die Epidermis der Blätter von *Hakea* und über Gewebeverschiebung beim Streckungswachstum. Mit 43 Abbildungen im Text . . . 159—187

Woycicki, Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen. Mit 151 Abbildungen im Text . . . . 188—340

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Über die Epidermis der Blätter von Hakea und über Gewebeverschiebung beim Streckungswachstum.

Von

O. Renner, München.

Mit 43 Abbildungen im Text.

Hakea.

Die in unseren Gewächshäusern vielfach kultivierte Proteacee *Hakea suaveolens* figuriert seit lange als Paradebeispiel für xerophilen Bau der Blattepidermis. Außerdem ist noch eine ganze Anzahl von Spezies der Gattung *Hakea* anatomisch untersucht worden. Aber keiner der unten genannten Autoren¹) berichtet über eine Eigentümlichkeit, wodurch die Epidermis gewisser Hakeaarten von der anderer Blätter mit eingesenkten Spaltöffnungen sich unterscheidet.

Betrachtet man den kreisrunden Querschnitt durch das nadelförmige Blatt von *Hakea leucoptera*, so erscheint die Epidermis als aus 2—3 Zellschichten aufgebaut, wobei nur die Zellen der innersten Schicht weite Lumina aufweisen, während die der äußeren Schichten oft kaum noch in einer veränderten Membranbeschaffenheit den Ort des früheren Lumens erkennen lassen. An den Stellen, wo Spaltöffnungen getroffen sind (Fig. 1), findet man über den Schließzellen mit ihrem Nebenzellenapparat eine von lumenlosen Zellen

---

¹) Mohl, Über die Spaltöffnungen auf den Blättern der Proteaceen. (Vermischte Schriften. 1845. p. 245.) — Nägeli, Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. (Sitzungsber. d. k. b. Akad. d. Wiss. München. 1864.) — de Bary, Vergleichende Anatomie, 1877, an vielen Stellen. — Areschoug, Jemförande undersökningar öfver bladets anatomi. (Minneskrift utgifven af Kongl. Fysiografiska Sällskapet i Lund. 1878.) — Jönsson, Bidrag till kännedom om bladets anatomiska byggnad hos Proteaceerna. (Lunds Universitets Arsskrift. XV. 1878—79.) — Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. (Linnaea. 1880—82.) — Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. p. 800. — Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904. — Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. 1905.

überdeckte Höhle, keine offene Kommunikation nach außen. An anderen Punkten der Peripherie (Fig. 2) entdeckt man in der äußeren, lumenlosen Partie der Epidermis trichterförmige, mit schmalem Porus nach außen mündende Einsenkungen, die nach innen breit und blind geschlossen sind. Endlich gibt es auch allseitig geschlossene, niedrige, aber breite Lücken in den Außenschichten der Epidermis (Fig. 3).

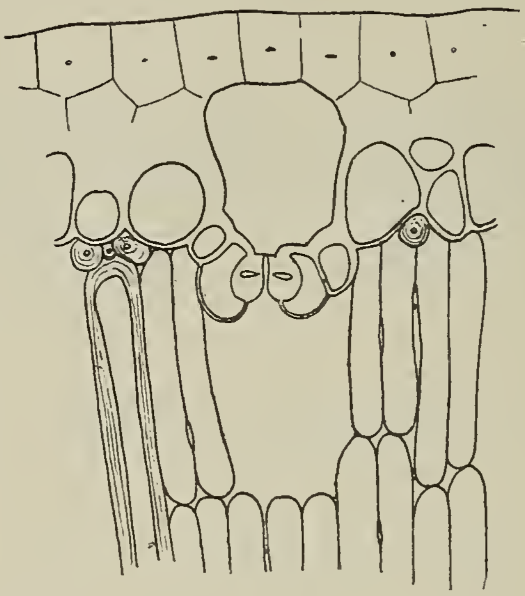


Fig. 1.

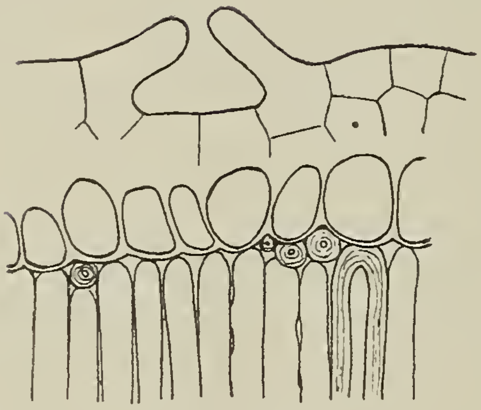


Fig. 2.

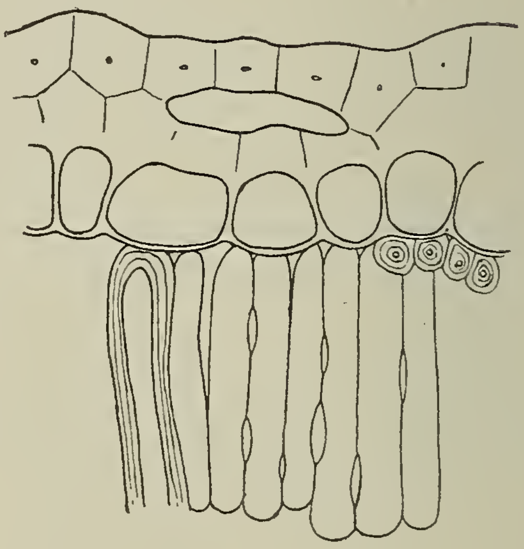


Fig. 3.

Fig. 1—3. *Hakea leucoptera,* Querschnitt.

Ein radialer Längsschnitt durch das Blatt (Fig. 4) klärt diese Verhältnisse auf. Die Epidermis ist einschichtig, aber ihre sehr tiefen Zellen, deren Außenwände mächtig verdickt erscheinen, sind nicht senkrecht zur Blattoberfläche orientiert, wie die Palisaden, sondern sämtlich in der Radialebene in eine schiefe Stellung verschoben. Ist der Längsschnitt durch die Spitze oder durch den Basalteil des Blattes geführt, so ist zu erkennen, daß die Verschiebung der Außenpartien der Epidermis von der Spitze weg nach der Basis gerichtet ist. Die Verschiebung betrifft auch die Zellen, die den Kanal über den Spaltöffnungen bilden, und infolgedessen erhält der Kanal eine so schräge Richtung, daß der äußere Porus nicht mit der senkrechten Projektion der eigentlichen Spalte auf die Außenfläche der Epidermis zusammenfällt. Der Kanal ist dabei von solcher Länge, daß man durch ihn einen zur Blattachse senkrechten Querschnitt legen kann, der weder den äußeren Porus noch die Schließzellen berührt. Auf diese Weise kommen die geschlossenen Lücken in der Epidermis zustande, wie wir sie auf dem Querschnitt kennen gelernt haben. Noch ist zu bemerken, daß der Kanal durch Höcker auf seiner konvexen Wand in zwei Abschnitte geteilt wird (Fig. 4). Die Betrachtung eines Flächenschnittes ergänzt das Bild eines solchen Spaltöffnungsapparates vollends (Fig. 5). Der enge äußere Porus führt in einen sackförmigen, in tangentialer Richtung ziemlich breiten, schräg zur Oberfläche geneigten Hohlraum, der in der Tiefe durch einen einseitigen,

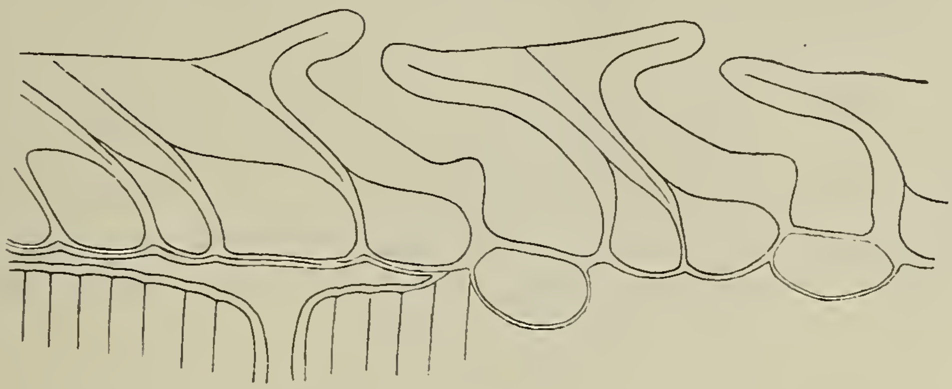


Fig. 4.
Hakea leucoptera, Längsschnitt. Die Blattspitze wäre rechts zu suchen.

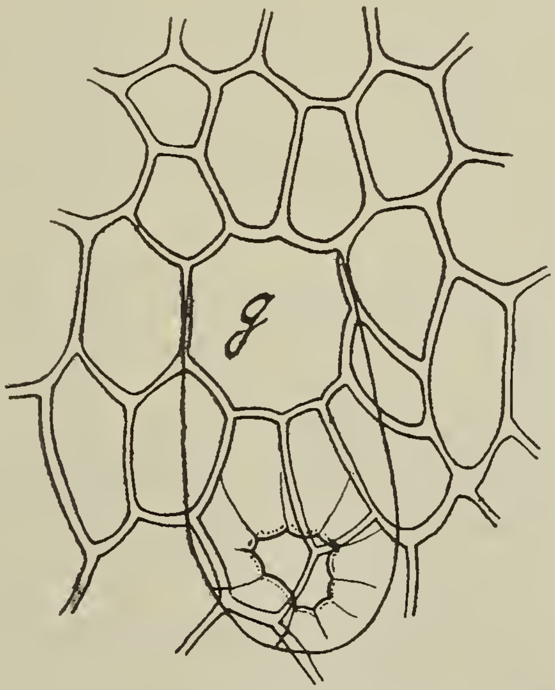


Fig. 5. *Hakea leucoptera.* Ein Spaltöffnungsapparat von der Fläche. Die Blattspitze wäre oben. Der äußere Eingang in den Kanal ist zum Zweck der Hervorhebung mit Punkten umsäumt; die von den Ecken des Konturs ausstrahlenden Linien stellen Teile der Seitenwände der begrenzenden Epidermiszellen dar. Die Schließzellen sind auf dem Grund *(g)* des Kanals nicht eingezeichnet.

höckrigen Wulst verengert wird, um sich darnach über dem eigentlichen Stoma zu seiner größten Weite auszudehnen. Der innere Abschnitt des Kanals, auf dessen Grund die Schließzellen undeutlich zu sehen sind, liegt bei dieser Betrachtung von oben weit aufwärts, gegen die Blattspitze hin, von der äußeren Öffnung.

An der sehr rasch verjüngten Spitze und am Blattgrund geht die schiefe Stellung der Epidermiszellen allmählich in die vertikale über, unter gleichzeitigem Verschwinden der Spaltöffnungen. Auf der Außenseite des Blattgrundes, wo das Blatt mit einem scharf vorspringenden Wulst an den Zweig ansetzt (Fig. 6), haben die Epidermiszellen noch bedeutende Tiefe und sehr dicke Außenwände, auf der Innenseite (Fig. 7) ist die Epidermis viel niedriger und weniger dickwandig. An der äußersten, wie eine kurze Nadel aufgesetzten Spitze (Fig. 8) sind die Zellen der Epidermis sehr niedrig, dafür stark in die Länge gezogen, und die Außenwände sind nicht mehr auffallend dick.

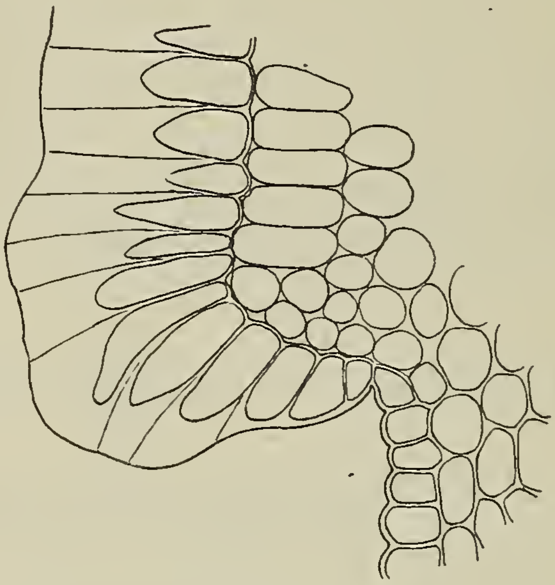


Fig. 6.

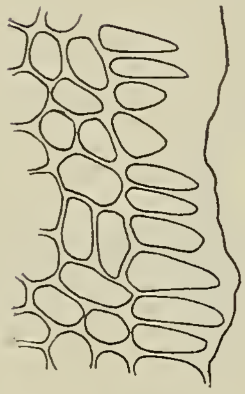


Fig. 7.

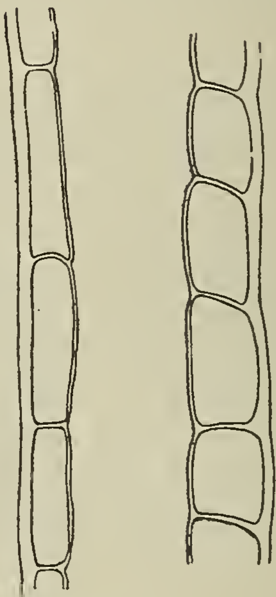


Fig. 8.

Fig. 6—8. *Hakea leucoptera*, Längsschnitte.

Fig. 6 vom Blattgrund außen. Fig. 7 vom Blattgrund innen. Fig. 8 von der Spitze.

Die Untersuchung der Entwicklung des Blattes von *Hakea leucoptera* zeigt, daß die abweichenden Lagerungsverhältnisse, wie zu erwarten, nicht durch die Richtung der primären Zellteilungen in der Epidermis gegeben sind, sondern nachträglichen Verschiebungen ihre Entstehung verdanken. Ein ausgewachsenes Blatt der im Münchener Garten kultivierten Pflanzen mißt 6—8 cm. An jungen Blättern, die etwa 1,5 cm lang sind, besitzen die palisadenförmig gestreckten Epidermiszellen noch zur Oberfläche senkrechte Orientierung (Fig. 9). Die Außenwände sind schon ziemlich stark und kutikularisiert, die Kutikula selbst ist sehr dünn. Die Seitenwände sind noch sehr zart, bestehen aber nur in den dem Mesophyll genäherten Teilen, wie die Innenwände, aus reiner Zellulose, im übrigen sind sie kutikularisiert. Die Spaltöffnungsapparate, die schon beide Paare von Nebenzellen aufweisen, liegen auf dem Grund eines senkrechten, in der Mitte etwas erweiterten Kanals. Die den Kanal einschließenden Zellen treten etwas über die übrigen hervor; die Wände des Kanals, die natürlich aus den stark gewachsenen Außenmembranen hervorgegangen sind, sind wenig dünner als die übrige Außenwand und ganz kutikularisiert.

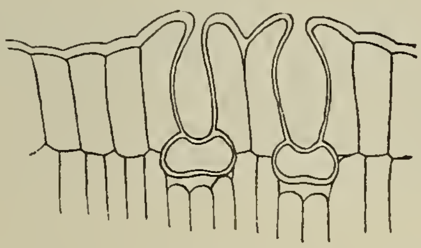


Fig. 9.

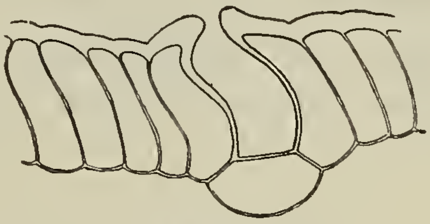


Fig. 10.

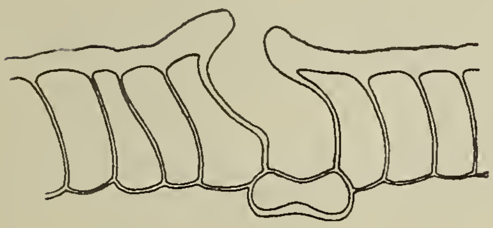


Fig. 11.

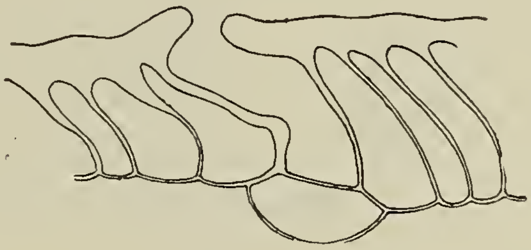


Fig. 12.

Fig. 9—12. *Hakea leucoptera*, Längsschnitte von jungen Blättern.

An Blättern von etwa 2 cm Länge kann man den Beginn der Schieflegung der Epidermis verfolgen (Fig. 10). In einem Fall war mit aller Deutlichkeit zu erkennen, daß die Verschiebung in den Basalteilen des Blattes schon ziemlich weit fortgeschritten war, während oberwärts die Zellen noch fast vertikal standen. Die Außenwände fahren fort, sich zu verdicken, die Seitenwände haben sich verlängert, und zwar nicht nur um den Betrag, wie ihre Schieflegung es erfordert, sondern so viel, daß auch die in vertikaler Richtung gemessene Höhe der Zellen zugenommen hat. Die Verlängerung der Zellen in der Richtung der Blattachse ist gering.

Die weiteren Stadien der Entwicklung geben die Figuren 11 und 12 wieder. Auch die Seitenwände fangen an, sich zu verdicken und werden zugleich immer schiefer. Die Höhe der Zellen nimmt wie die Verdickung der Außenwände kontinuierlich zu. An den konvexen Wänden der Kanäle treten nicht selten im inneren Drittel schwache Höcker auf, indem die betr. Membranen sich vorwölben.

Während jetzt die Zellen sich in der Längsrichtung des Blattes in höherem Maße, als das bisher der Fall war, strecken und noch immer an Höhe gewinnen, steht die Schieflegung nicht still. Die eigentlichen Außenwände verdicken sich nicht weiter, d. h. die äußere Grenze des Lumens weicht von der Oberfläche nicht mehr zurück. Dafür verstärken sich die Seitenwände bis tief nach innen in einer Weise, daß der äußere Teil des Zellumens auf einen fadenförmigen, stellenweise sogar ganz obliterierenden Gang verengert wird (Fig. 13). In diese kutikularisierten Schichten wird viel Wachs eingelagert, das durch Erwärmen der Schnitte in Wasser herausgeschmolzen werden kann. Bemerkenswert ist, daß während des ganzen Vorganges die äußere Mündung der Kanäle über den Spaltöffnungen sich kaum erweitert und sich immer nahe dem unteren Rand des Kanals hält, damit vom oberen sich entfernt und immer exzentrischer wird. Die innere Weite der Kanäle nimmt bedeutend zu. Die Höcker am Grunde wachsen, wo sie vorhanden sind, nicht als dünnwandige Ausstülpungen, sondern als solide Wülste weiter (Fig. 13).

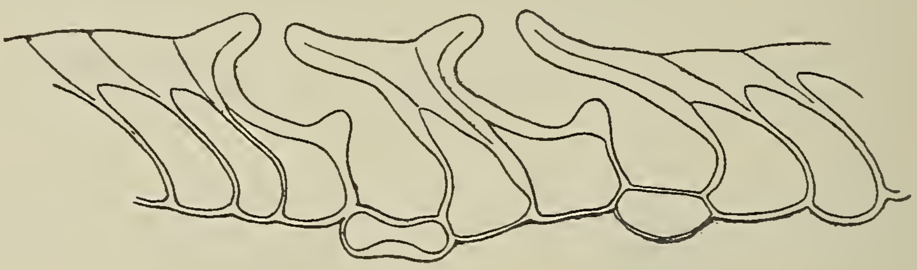


Fig. 13. *Hakea leucoptera*,
Längsschnitt von einem ziemlich erwachsenen Blatt.

Bevor wir diese Wachstumsvorgänge näher betrachten, soll mitgeteilt werden, was sich bei der Untersuchung einer größeren Zahl von Arten der Gattung *Hakea* bezüglich der Beschaffenheit der Epidermis ergeben hat. Die Eigentümlichkeit der Verschiebung ist nämlich keineswegs auf *H. leucoptera* beschränkt, vielmehr findet sie sich, wenn auch in sehr verschiedenem Maße, bei fast allen untersuchten Arten von *Hakea,* soweit die Blätter oder Blattabschnitte nadelförmig sind, nie bei flachen Blättern. Wo flache Blätter unter die nadelförmigen eingestreut sind, was wohl als Rückschlag zur Jugendform aufzufassen ist, haben die flachen Blätter normal orientierte Epidermiszellen. Für die Überlassung des Herbarmaterials bin ich Herrn Geheimrat Prof. Radlkofer, meinem damaligen Vorstand, zu Dank verpflichtet.

Zunächst ist für *Hakea leucoptera* nachzutragen. daß an einer in der Heimat gesammelten Pflanze (die ganze Gattung ist in Australien endemisch) die Höckerbildungen im Kanal viel stärker ausgebildet zu finden waren als bei den Sträuchern im Kalthaus des Münchner Gartens (Fig. 14—16). Die Höcker sind hier regelmäßig an den konvexen, selten auch an den konkaven Wänden (Fig. 15) vorhanden, und wie die Betrachtung von der Fläche zeigt (Fig. 16), nur in ihren Spitzenteilen frei, im übrigen zu einem zusammenhängenden Wall vereinigt, der gewöhnlich gegen die konkave Oberwand des Kanals hin verschwindet. In der Regel bildet jede Zelle nur einen einzigen Höcker, gelegentlich findet man zwischen dem großen, normalen und dem Spaltöffnungsapparat noch einen kleineren. Hie und da wächst ein Höcker so weit aus, daß er den ganzen Kanal durchquert und die gegenüberliegende Wand berührt (Fig. 14); in einem Fall hatte ein solcher Höcker sich an der Gegenwand flach gedrückt und schien mit ihr verwachsen. Auffallend ist die oft sehr bedeutende bauchförmige Erweiterung des Kanalabschnitts innerhalb des Höckerkranzes, während der äußere Porus meistens sehr eng ist.

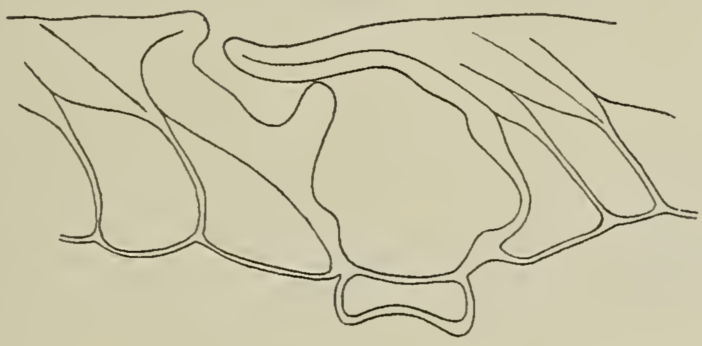


Fig. 14.

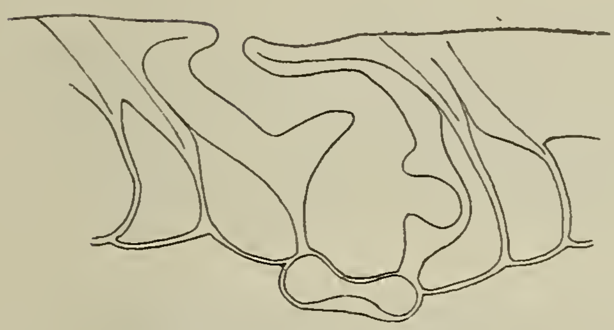


Fig. 15.

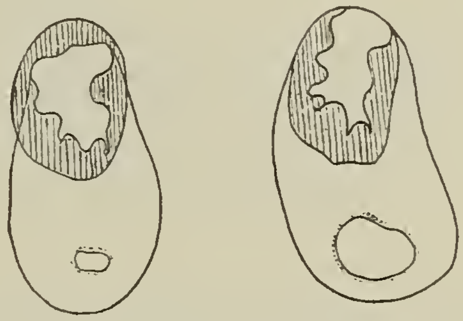


Fig. 16.

Fig. 14—16. *Hakea leucoptera.*

Fig. 14 und 15 Längsschnitte. Fig. 16 zwei Spaltöffnungskanäle von der Fläche gesehen. Der Eingang mit Punkten gesäumt, der verengernde Wall im Grunde schraffiert.

Die Abweichung der Epidermiswände von der Vertikalen beträgt bei *Hakea leucoptera* 30—40°. Noch stärkere Verschiebung, sodaß man auf dem Querschnitt zwei Reihen von Zellumina findet, wurde bei wenigen Arten beobachtet: bei *H. arida* Diels 40—50°, bei *H. cycloptera* R. Br. 50—60° (Fig. 17, 18), bei *H. purpurea* Hook. 50—60° (Fig. 19—22). Die Blätter dieser Spezies sind einfach nadelförmig, mit Ausnahme von *H. purpurea,* die dreispaltige Blätter mit nadelförmigen Abschnitten besitzt. Die letztgenannte Art ist außer *H. leucoptera* die einzige, in deren Kanälen Höcker auftreten.

Es sind immer nur zwei stumpfe Vorwölbungen an zwei benachbarten Zellen in der Mediane der unteren Kanalwand; der Kanalquerschnitt wird durch die Höcker zu zwei Dritteln verstopft. Der Kanal hat hier, ganz anders als bei *H. leucoptera,* von der durch Höcker eingeengten Stelle und vom Außenporus abgesehen fast durchaus gleiche Weite, und die begrenzenden Wände erscheinen auf dem Längsschnitt fast gradlinig. Ähnlich ist der Kanal bei den drei anderen oben genannten Arten gebildet. Bemerkenswert sind noch die Unterschiede in der Form des Lumens der Epidermiszellen. Bei *H. purpurea* keilt sich das Lumen wie bei *H. leucoptera* nach außen zu scharf aus, bei *H. cycloptera* und *arida* hat es außen dieselbe Weite wie an der Innenwand und endet stumpf. Doch scheinen auch bei den drei letztgenannten Arten die Verdickungsschichten nicht parallel zur Oberfläche, sondern auf den Seitenwänden abgelagert zu werden. Der Unterschied gegenüber *H. leucoptera* und *purpurea* besteht nur darin, daß der schmale Außenfortsatz des Lumens zuletzt vollständig verschwindet.

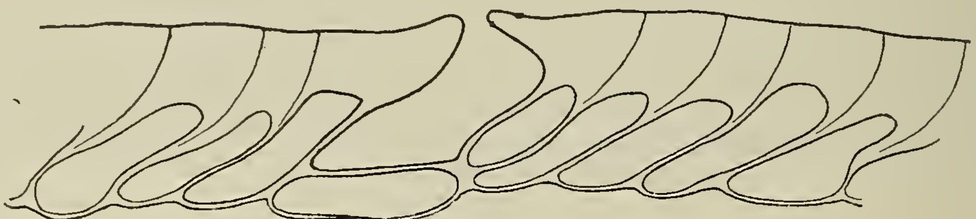


Fig. 17.

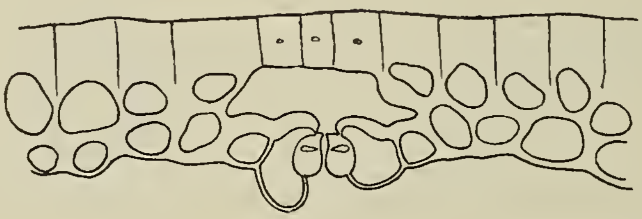


Fig. 18.

Fig. 17 und 18. *Hakea cycloptera*, Längs- und Querschnitt.

Die primären Seitenmembranen, die innerhalb der dicken Außenwand infolge ihres hellen Glanzes deutlich zu unterscheiden sind, setzen sich bei *H. leucoptera* ziemlich gradlinig (Fig. 4, 13—15) in der Richtung der inneren, freien Teile der Seitenwände fort. Bei *H. cycloptera* (Fig. 17) sind sie innerhalb der Außenwand deutlich gegen die Blattspitze hin gebogen, bei *H. arida* sogar so stark, daß sie fast hakenförmig erscheinen. Diese Eigentümlichkeit kommt bei den beiden Arten wohl dadurch zustande, daß die Schieflegung der inneren Teile der Seitenwände noch fortdauert zu einer Zeit, wo die Außenwände schon stark verdickt sind.

Ungefähr denselben Betrag wie bei *H. leucoptera* oder etwas weniger, also 25—40°, hat die Ablenkung der Epidermiswände bei den nadelförmigen Blättern von *H. Ednieana* Tatt., *Fraseri* R. Br., *lissosperma* R. Br., *pachyphylla* Sieb., *recurva* Meissn., *stricta* F. Müll., *vernicosa* F. Müll.

H. recurva Meissn. (Fig. 23) unterscheidet sich von allen Arten dadurch, daß in den Epidermiszellen sekundär mehrere auf den schiefen Seitenwänden senkrecht stehende, getüpfelte Querwände auftreten.

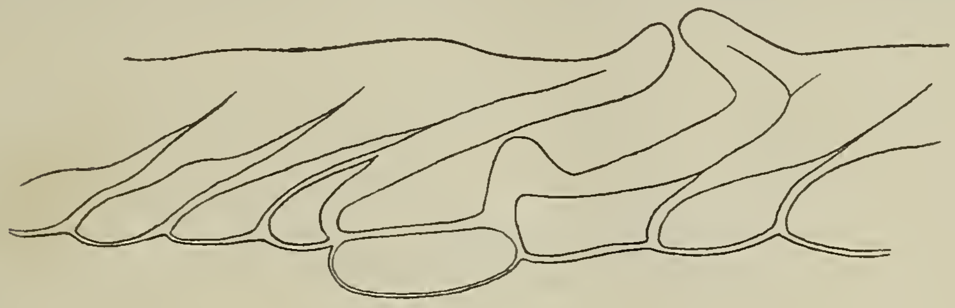


Fig. 19.

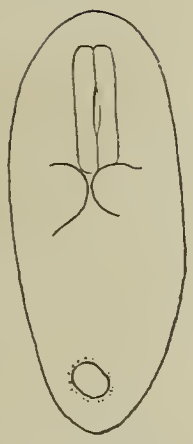


Fig. 20.

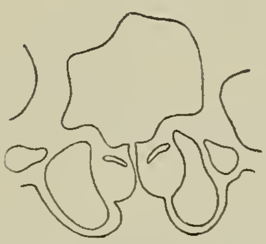


Fig. 21.

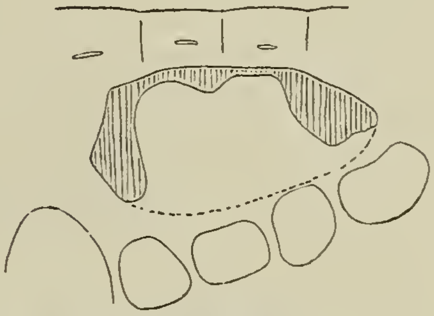


Fig. 22.

Fig. 19—22. *Hakea purpurea.*
Fig. 19. Eine Spaltöffnung im Längsschnitt. Fig. 20. Eine Spaltöffnung in der Flächenansicht, hier die Höcker und die Schließzellen eingezeichnet. Fig. 21. Querschnitt der Schließzellen. Fig. 22. Querschnitt auf der Höhe der Höcker, der freie Teil des Kanals schraffiert.

Noch weniger verschoben, um 20—30°, sind die Epidermiszellen an den nadelförmigen Blättern von *H. acicularis* Kn., *gibbosa* R. Br., *microcarpa* R. Br., *nodosa* R. Br., *pugioniformis* R. Br., *rostrata* F. Müll., *varia* R. Br., und an den fiederschnittigen Blättern von *H. bipinnatifida* R. Br., *nodosa* R. Br., *lissocarpha* R. Br., *trifurcata* R. Br. Als Typen der Gruppe können *H. acicularis* (Fig. 24, 25) und *gibbosa* (Fig. 26) gelten, die von Jönsson bez. Areschoug untersucht worden sind. Die Verschiebung ist nicht so bedeutend, daß sie auf dem Querschnitt auffällig hervortritt, und weil die genannten Autoren keine Längsschnitte untersucht haben, ist ihnen die Eigen-

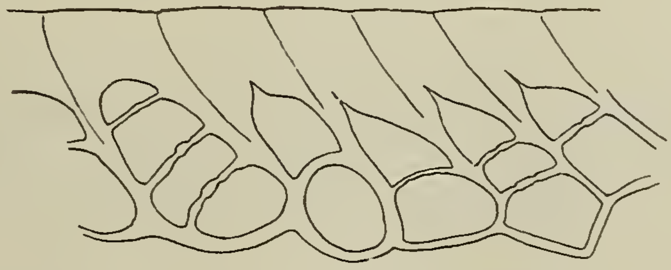


Fig. 23. *Hakea recurva,* ein Stück Epidermis im Längsschnitt.

tümlichkeit entgangen. Der Kanal ist einfach trichterförmig mit wenig exzentrischer Mündung.

Kaum angedeutet ist die Schieflegung der Epidermis bei *S. suaveolens* (Fig. 27, 28). Sie fehlt nicht vollständig, wenigstens bei den einfach nadelförmigen und den dreispitzigen Blättern (in unseren Gewächshäusern entwickelt die Pflanze fast nur fiederschnittige Blätter), aber sie ist so gering, daß man kaum darauf aufmerksam wird, ohne die prägnanten Fälle zu kennen.

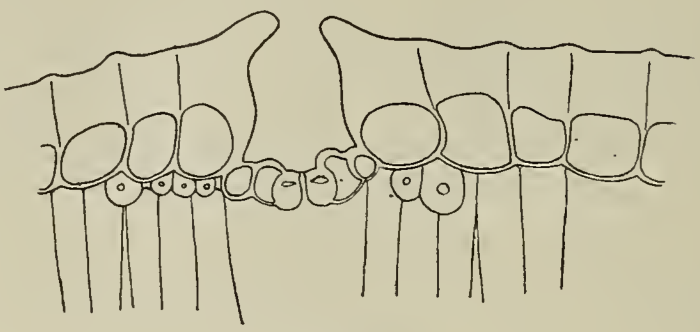


Fig. 24.

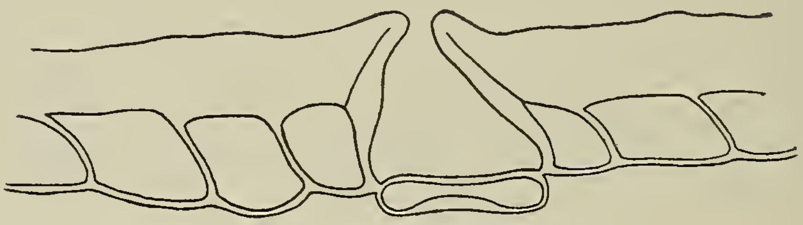


Fig. 25.

Fig. 24 und 25. *Hakea acicularis,* Quer- und Längsschnitt.

Senkrechte Orientierung der Epidermiszellen wurde an flachen Rückschlagsblättern von *microcarpa, trifurcata* und *varia* festgestellt.

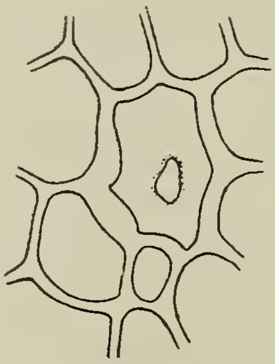


Fig. 26. *Hakea gibbosa,* der Eingang einer Spaltöffnung von der Fläche gesehen, von der geometrischen Mitte der Kanaldecke etwas nach unten verschoben.

Von normal flachblättrigen Arten wurden deshalb ganz wenige untersucht, *H. carinata* F. Müll., *costata* Meissn. und *cyclocarpa* Lindb., die sich ebenso verhalten wie die atavistischen Blätter. *H. carinata* kommt habituell den rundnadelblättrigen Arten sehr nahe, weil ihre langen Blätter sehr schmal und scharf dreikantig sind.

Außerhalb der Gattung *Hakea* ist mir schiefe Epidermis an nadelförmigen Blättern von Proteaceen nicht bekannt geworden. Die untersuchten Arten sind: *Conospermum teretifolium* R. Br., *Grevillea paradoxa* F. Müll., *Gr. Purdiana* Diels., *Orites acicularis* R. Br., *Sarcomphalus salsoloides* R. Br.

Die ökologische Bedeutung der Epidermisverschiebung liegt jedenfalls in erster Linie darin, daß die Kanäle über den Spaltöffnungen, gleichen Radialdurchmesser der Epidermis vorausgesetzt, bei schiefem Verlauf bedeutend länger sind als bei vertikalem und daß außerdem der Querschnitt des Kanals (senkrecht zur Achse) durch die Schieflegung verkleinert wird. Die Geschwindigkeit, mit der ein Gas durch eine Röhre diffundiert, ist direkt proportional dem Querschnitt, umgekehrt proportional der Länge der Röhre, es muß also durch die Schieflegung die stomatare Transpiration herabgesetzt werden. Diese Wirkung der langen schiefen Kanäle wird noch bedeutend gesteigert, wenn die Kanäle in einem Teil ihrer Längsausdehnung durch Wucherungen verengert werden, wie bei *Hakea leucoptera* und vor allem bei *H. purpurea*.

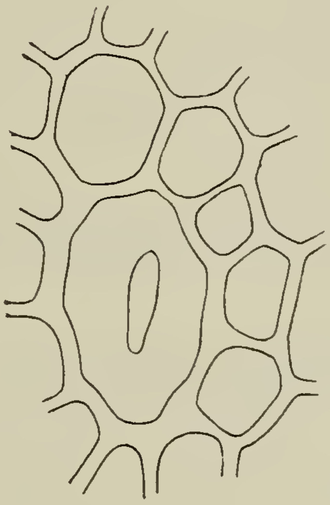


Fig. 27.

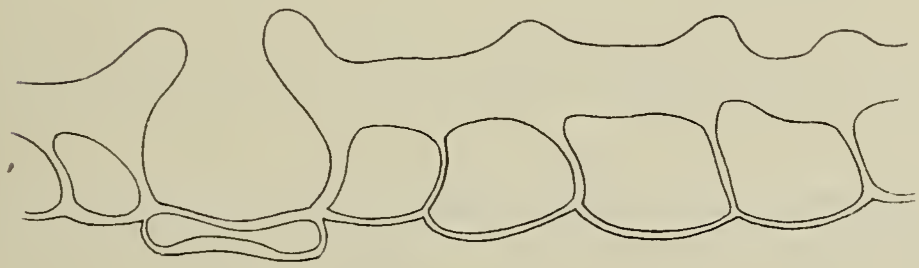


Fig. 28.

Fig. 27 und 28. *Hakea suaveolens*, Flächenansicht und Längsschnitt.

Wie die Wirkung der äußeren Atemhöhlen auf die stomatare Transpiration sich zahlenmäßig ermitteln läßt, ist an anderem Ort[1]) ausführlich dargestellt. Bei so komplizierten Kanalformen, wie sie bei *Hakea leucoptera* und *purpurea* vorkommen, ist die exakte Berechnung aber sehr schwer. Und deshalb soll nur der Versuch gemacht werden eine ungefähre Vorstellung davon zu bekommen, in welchem Verhältnis die transpirationshemmende Wirksamkeit der vorliegenden schiefen Kanäle zu der Wirkung als geradachsig angenommener Kanäle steht. In den Figuren 29 und 30 sind die tatsächlichen Umrißlinien der schiefen Kanäle, wie sie auf radialen Blattlängsschnitten sich darstellen, stark ausgezogen, gestrichelt sind die Umrisse solcher Kanäle eingetragen, die die Epidermis senkrecht zu deren Oberfläche durchbohren würden.

---

[1]) Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. Bd. 100. 1910. p. 525.)

Wenn nun die Achse des schiefen Kanals bei *Hakea purpurea* 88 Einheiten lang ist, so ist die des gerade gedachten Kanals 47 Einheiten lang (Fig. 29). Für *Hakea leucoptera* sind die Verhältniswerte 63 und 43 (Fig. 30). Nehmen wir nun an, die Depression, die die stomatare Transpiration (im Wind) durch die Einsenkung erleidet, sei direkt proportional der Länge der ganzen Kanalachse, so ist die Wirkung des schiefen Kanals bei *Hakea purpurea* etwa doppelt, bei *H. leucoptera* etwa $1\,^1/_2$ mal so groß wie die des geraden. Zahlenmäßig ist für *H. leucoptera* die Depression der Transpiration durch die schiefen Kanäle im Maximum (denn die Wirkung der Einsenkung variiert mit der Spaltweite und dem Bewegungszustand der Luft) auf etwa 46 % berechnet worden.[1]

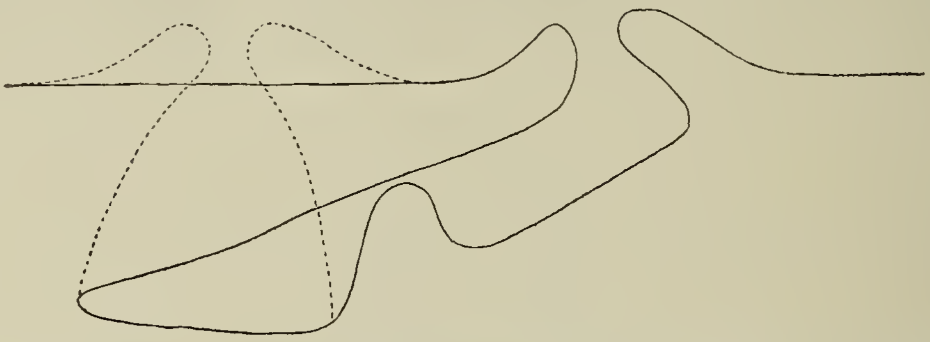


Fig. 29. *Hakea purpurea,* Längsschnitt. Erklärung im Text.

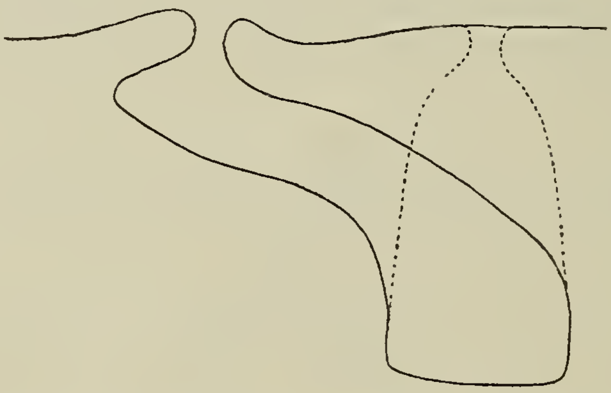


Fig. 30. *Hakea leucoptera,* Längsschnitt. Erklärung im Text.

Nimmt man noch dazu, daß die kutikularisierten Außenmembranen so beträchtliche Dicke erreichen und obendrein mit Wachs imprägniert werden, so erscheint die Epidermisstruktur der Blätter von *Hakea* extrem xerophil, womit die sehr geringe Oberflächenentwicklung der Blätter in vollem Einklang steht.

Die angedeutete Wirkung auf die stomatare Transpiration kann die Verschiebung der Epidermis natürlich nur dann haben, wenn sie einen beträchtlichen Wert erreicht. Bei *Hakea acicularis*

---

[1] l. c. p. 529.

z. B. und der ganzen Zahl ähnlich sich verhaltender Arten muß die Schieflegung für die Diffusionsvorgänge vollkommen bedeutungslos sein. Wir haben also, wenn *H. acicularis* einen primitiven Typus darstellt, eine Formenreihe vor uns, in der ein zunächst nutzloser Charakter spontan eine stufenweise Steigerung erfahren hat, bis er ökologische Bedeutung gewann. Leider haben wir kein Mittel, festzustellen, ob die schwach schiefe Epidermis der betr. Arten sich von einer normalen oder von einer stark schiefen herleitet.

Das Wachstum der Epidermismembranen.

Zunächst ist zu erwägen, wie die Zellen, die die Kanäle über den Spaltöffnungen begrenzen, ihre sonderbare Gestalt erlangen. Bei flüchtiger Betrachtung des Längsschnittes durch das ausgewachsene Blatt läuft man Gefahr, die hornförmigen Fortsätze der medianen Kanalzellen (z. B. Fig. 15) als durch Spitzenwachtum zustandegekommen aufzufassen. Und weil das Lumen in diesen Fortsätzen oft vollständig geschwunden ist, könnte man an ein selbständiges Wachstum der soliden Membran denken. Nun zeigt aber die Entwicklungsgeschichte des Blattes, daß die äußere Mündung der Kanäle nicht nachträglich verengert wird, sondern von einem sehr frühen Stadium an unverändert bleibt. Die Figur 31 zeigt in Flächenansicht zwei Spaltöffnungsapparate von einem ganz jungen Blatt, an dem die Epidermis noch nicht schief steht. Unmittelbar nach der Bildung der Kanäle findet sogar eine geringe Erweiterung des äußeren Porus statt, diese steht aber sehr bald still, und damit ist die endgiltige Gestalt und Größe der Mündung gegeben. Bei dem weiteren Flächenwachstum der Epidermis wirkt die Kanalmündung wie ein selbst nicht wachstumsfähiges, mit den Kanalzellen in festem Verband stehendes Stück der Oberfläche. Die Membranen der Kanalzellen sind an ihrem oberen Rand wie von einem starren Ring zusammengehalten und müssen deshalb beim Auseinanderrücken der Seitenwände unverhältnismäßig stark in die Fläche wachsen. Dies geschieht aber interkalar, nicht an der Spitze, und die Spitzenteile, die den Saum der Mündung bilden, sind die ältesten, nicht die jüngsten Partien der Membran. Wenn das Flächenwachstum der Kanalzellen das der übrigen Epidermis-

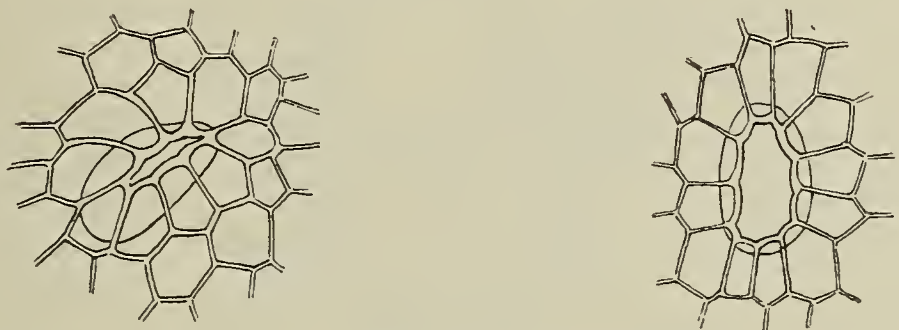


Fig. 31. *Hakea leucoptera,* zwei ganz junge Spaltöffnungen von der Fläche.

zellen nicht bedeutend überträfe, müßte die Mündung des Kanals weiter werden, wobei allerdings die Randpartien, die normal nicht wachsen, sich dehnen müßten. Tatsächlich ist eine solche Vergrößerung des Porus gelegentlich zu beobachten (Fig. 32), wie es scheint nur an solchen Stellen, wo die Kanalzellen durch eine zwischen sie eingefügte, des Wachstums in die Fläche nicht fähige Haarzelle in ihrem Wachstum gestört sind. Das Lumen in den äußeren Teilen der Kanalzellen verschwindet meistens ganz, lange bevor die Außenmembran ihre endgiltige Mächtigkeit erreicht hat. Der Ort, den das Lumen Anfangs einnahm, bleibt aber immer durch eine fadenförmige Membranpartie von abweichendem Lichtbrechungsvermögen bezeichnet, bei *H. acicularis* sogar durch einen dünnen Zellulosestrang innerhalb der kutikularisierten Schichten.

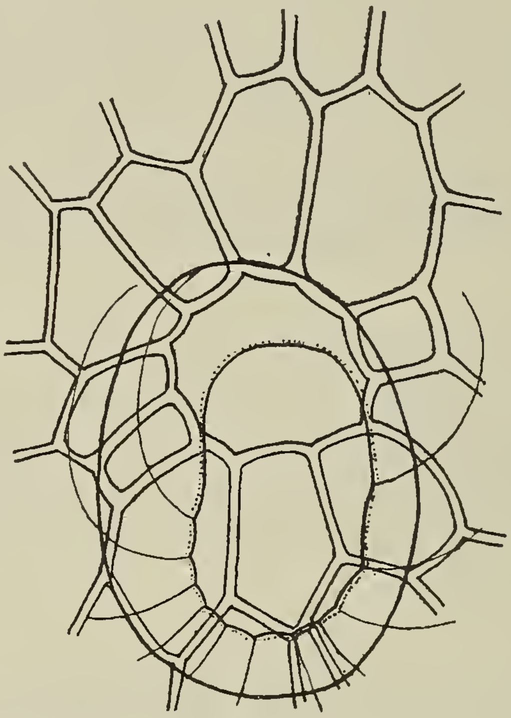


Fig. 32. *Hakea leucoptera,* eine Spaltöffnung mit abnorm großem Kanaleingang, dessen Kontur zur Hervorhebung mit Punkten gesäumt, von der Fläche.

Die Erweiterung der Kanäle im inneren Teil ist auf ein starkes Flächenwachstum der begrenzenden Membranen zurückzuführen. Würde der Abstand der Kanalzellen im Grund ebenso konstant erhalten wie an der Mündung, so müßte das Volumen der Zellen sich bedeutend vergrößern, während die Kanalwände schwächer wachsen würden.

Die Bildung der Höcker im Innern der Kanäle (Fig. 15) scheint nach dem Modus selbsttätigen Membranwachstums vor sich zu gehen, der für die Verlängerung der Kanalzellen in Abrede gestellt werden mußte. Eingeleitet wird die Höckerbildung sicher durch eine Ausbuchtung der noch dünnen Membran (Fig. 11, 12), aber anstatt daß dieser Membranteil unter dem Einfluß des berührenden Zellplasmas sich, weiter dünn bleibend, ausstülpt, wird der Höcker bei Zunahme der Länge und des Volumens massiv. Durch plastische Dehnung einer Zone von der Basis des Höckers und Apposition von Membranlamellen den Vorgang zu erklären, wäre ziemlich gekünstelt. Viel wahrscheinlicher ist zentrifugales Wachstum durch Intussuszeption.

Eine andre Deutung als die für das Wachstum der Höcker angenommene ist nun für einen anderen Bestandteil der Epidermismembran überhaupt nicht zu finden. Bei *Hakea suaveolens* (Fig. 28), *acicularis* u. a. sind die Außenwände der Epidermis nicht eben, sondern über den Seitenwänden, quer wie längs verlaufenden, ziehen sich niedrige Wülste hin, so daß die ganze Epidermis durch ein erhöhtes Netzwerk gefeldert erscheint. Durch Ausstülpung der noch dünnen Außenwand können diese Kämme, die genau über der Grenze zweier Zellen liegen, natürlich nicht entstehen, sondern nur durch lokal gesteigertes zentrifugales Dickenwachstum, und zwar der Kutikularschichten. Auf den feineren Bau der Epidermisaußenwand, der noch komplizierter zu sein scheint als Nägeli und de Bary ihn darstellen, soll hier nicht eingegangen werden.

Lyginia barbata.

Im Anschluß an *Hakea* mag die Epidermis einer australischen *Restionacee, Lyginia barbata* R. Br.[1]), geschildert werden, bei der ein ähnlicher ökologischer Effekt auf anderem Weg erreicht wird (Fig. 33). Das Mesophyll der cylindrischen Assimilationsorgane besteht aus abwechselnden Gruppen von Chlorophyllparenchym- und Sklerenchymelementen. Die über dem lockeren Palisadenparenchym liegenden, immer einer Sklerenchymgruppe genäherten Spaltöffnungen sind tief eingesenkt, weil die anschließenden Epidermiszellen sehr hoch sind. Die äußeren Spitzen der Epidermiszellen, die die äußere

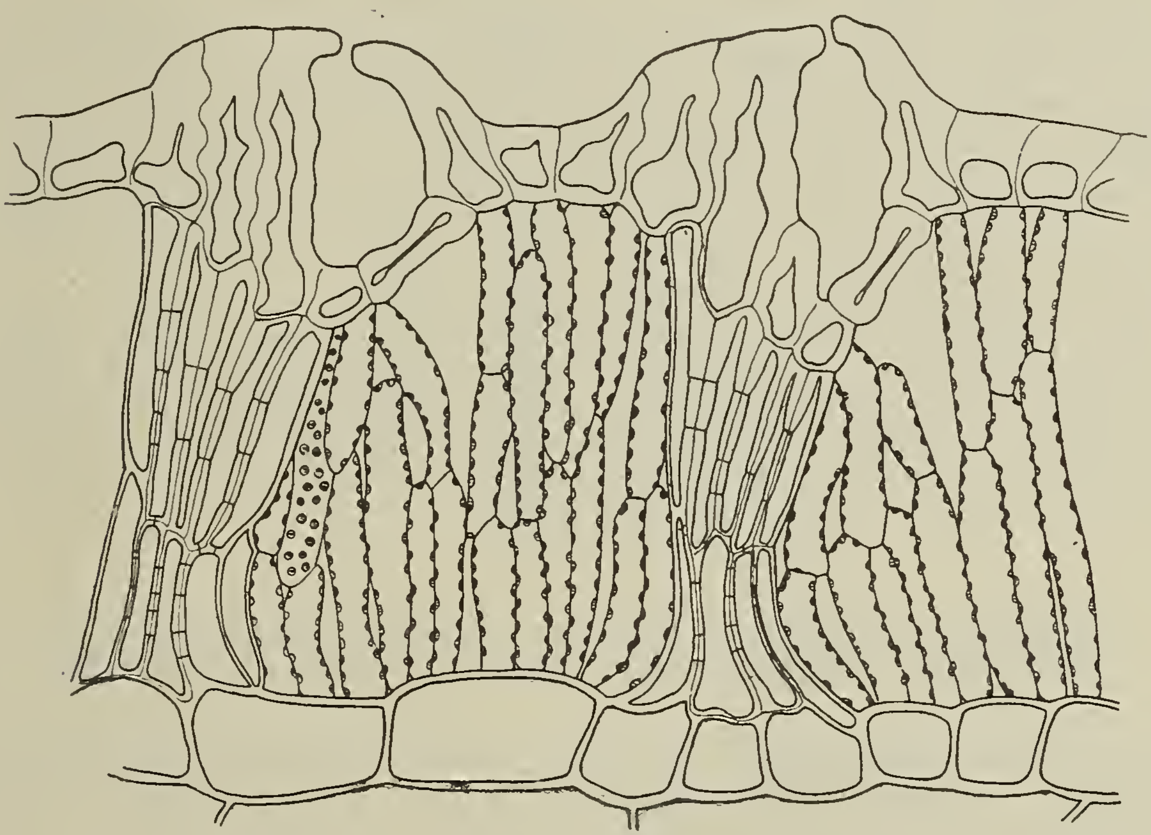


Fig. 33. *Lyginia barbata,* Längsschnitt der Stengelrinde; die Stengelspitze würde im Bild rechts liegen.

---

[1]) Mir bekannt geworden aus Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der *Restionaceae.* (Englers Jahrbücher. 13. 1891.)

Atemhöhle umschließen, liegen rings herum im gleichen Niveau, dagegen liegen ihre Innenwände auf der Parenchymseite weiter nach außen als auf der Sklerenchymseite. So kommt es, daß die Schließzellen nicht parallel zur Stengeloberfläche, sondern in der Radialebene stark schief stehen. Die Lagerung der Spaltöffnungen kommt augenscheinlich dadurch zustande, daß die an eine Spaltöffnung anstoßenden Sklerenchymzellen verhältnismäßig kurz bleiben und über ihnen die Epidermiszellen sich mächtig strecken, während jenseits der Spaltöffnung die Epidermis, die verhältnismäßig niedrig bleibt, durch die sich stark verlängernden Mesophyllelemente nach außen geschoben wird.

Die beiden in der Figur wiedergegebenen Spaltöffnungen lassen deutlich erkennen, worauf diese merkwürdige Verlagerung hinausläuft. Die Spaltöffnung links ist verhältnismäßig wenig schief und der Kanal über ihr ziemlich weit, die rechte ist stärker schief und infolgedessen die äußere Atemhöhle enger. Die Länge der Schließzellen als gegeben angenommen, muß also die äußere Atemhöhle um so enger sein, je stärker die Schließzellen gegen die Oberfläche geneigt sind. Der Einfluß auf die Transpirationsgröße ist nach dem oben Gesagten klar.

Nachdem durch die starke Ausprägung der Eigentümlichkeit die Aufmerksamkeit einmal auf diese gelenkt ist, fällt es nicht schwer, dasselbe Phänomen auch bei verschiedenen Arten von *Hakea* zu finden, freilich nur angedeutet. Vgl. z. B. Fig. 12, 19. Also wieder ein nicht ganz vereinzelt vorkommendes Moment, das aber nur in dem einen Fall von *Lyginia*, so weit bekannt, bis zu ökologischer Wirksamkeit gesteigert sich findet.

Die Epidermiszellen sind gelegentlich etwas schief, und zwar nach außen und oben gerichtet, also umgekehrt wie bei *Hakea*. Gilg (Taf. IX, Fig. 6) bildet sogar einen Fall ab, in dem die Verschiebung sehr ausgesprochen ist.

Weitere Fälle von Gewebeverschiebung.

Um die Verhältnisse bei *Hakea* von einem allgemeineren Gesichtspunkt betrachten zu können, ist es nötig, nach verwandten Vorkommnissen Umschau zu halten. Solche sind seit lange in größerer Zahl bekannt. Es wird also im folgenden kurz über das Bekannte berichtet und dazu so viel von ergänzenden Daten beigefügt werden, als wir für eine vergleichende Betrachtung brauchen.

Stylidium.

Durch Burns[1]) sind bei zahlreichen Arten der Gattung *Stylidium* schief liegende Epidermiszellen nachgewiesen worden. Die Epidermis der Blätter besteht bei den betreffenden Spezies aus Längszonen von sehr verschiedener Art. Die Teile, die Spaltöffnungen führen, zeigen keinerlei Besonderheiten. Die von Spaltöffnungen freien Längsstreifen dagegen bestehen aus oft faserförmigen, dickwandigen Zellen, deren Seitenwände nach der Blattspitze zu, umgekehrt wie bei *Hakea*, so stark verschoben sind, daß sie fast parallel zur Blattfläche laufen. Nach der Spitze hin findet der Ausgleich der Verschiebung in ganz andrer Weise statt als bei *Hakea*, vgl. Fig. 34, *St. spinulosum* R. Br.[1]); die obersten Epidermiszellen sind ebenfalls lang gestreckt und, während ihre Seitenwände auf der Innenwand senkrecht stehen, ebenso orientiert wie die nach unten anschließenden, verschobenen Zellen. Gegen den Blattgrund geht die schiefe Lage der Epidermiszellen allmählich in die normale über.

---

[1]) Burns, Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen. (Flora. Bd. 87. 1900. p. 313.) Vgl. auch Mildbraed, *Stylidiaceae*. (Pflanzenreich. IV. Heft 35. 1908.)

Weil Burns die Blattentwicklung sehr kurz berührt, war zu ermitteln, in welcher Phase die Schiefstellung der Wände eintritt. Für die Untersuchung wurde mir in entgegenkommender Weise von Herrn Geheimrat Goebel Alkoholmaterial und von Herrn Konservator Dr. Roß das Material des Herbarium regium monacense zur Verfügung gestellt. Die Blätter der von mir betrachteten Arten sind schmal lineal, dabei ziemlich dick, aber an den Rändern zu einer scharfen Schneide abgeflacht. Diese Ränder bestehen aus schief gestellten Epidermiszellen, und die Verschiebungsvorgänge sind hier sehr bequem zu studieren, weil man keine Schnitte zu machen braucht.

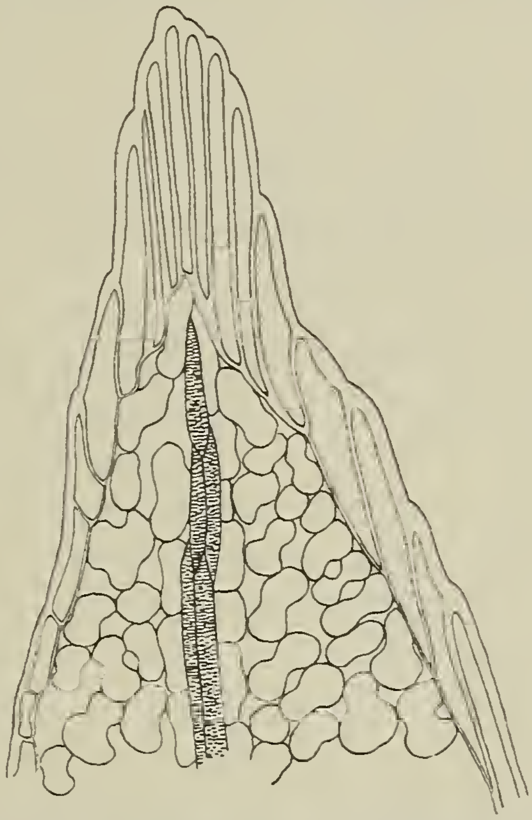


Fig. 34. *Stylidium spinulosum*, Blattspitze im Längsschnitt.

An ganz jungen, rundlich höckerförmigen Blattanlagen von *Stylidium spinulosum* R. Br. ist die Epidermis noch niedrig und normal orientiert. Sehr bald aber fangen die Epidermiszellen an der Blattspitze an sich stark in die Länge zu strecken (Fig. 35), und die Wände der nicht genau auf dem Gipfel stehenden Zellen werden dabei schief zur Oberfläche. Die noch normal orientierten Zellen an der Basis des jungen Blattes sind viel kleiner und plasmareicher als die an der Spitze. Auch in späteren Stadien zeigen die Zellen der Basis dieses Verhalten, während unmittelbar über dem Grund die Schieflegung der Seitenwände eintritt. Die Verschiebung schreitet also, entsprechend der Lage der Meristemzone, von oben nach unten fort. In den Zellen, die angefangen haben sich zu verschieben, treten keine Längswände mehr auf. Das war besonders deutlich zu sehen am Rand sehr junger Blätter einer unbestimmten Stylidiumart, wo die Seitenwände sehr bald beginnen sich zu wellen, sodaß man eingeschaltete Wände an ihrem geradlinigen Verlauf leicht erkennen könnte.

---

[1]) Viel länger und stärker schief sind die Epidermiszellen z. B. bei *St. piliferum* R. Br. (*saxifragoides* Lindl.).

Von der Entwicklung der Hakeablätter weicht die der Blätter von *Stylidium* darin ab, daß die Schieflegung der Zellen sehr bald nach ihrer Bildung aus dem Meristem erfolgt, lange bevor das ganze Blatt in der Knospe angelegt ist. Während der endgiltigen Ausgestaltung der schon schief liegenden Wände nahe der Spitze findet an der Blattbasis noch ausgiebige Zellvermehrung statt, wogegen bei *Hakea* die Schieflegung erst beim Streckungswachstum, nach Abschluß des Teilungswachstums auf der ganzen Länge des Blattes, eingeleitet wird.

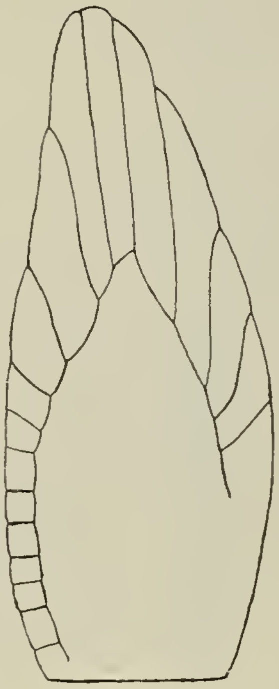


Fig. 35. *Stylidium spinulosum*, sehr junges Blatt von der Fläche gesehen.

Wie **Burns** (l. c. p. 318) schreibt, bildet „die starke Verdickung der Zellwände und die mehrfache Übereinanderlagerung . . . ein kräftiges mechanisches Gerüst“. Die Blätter der betreffenden Stylidiumarten sind durch ihr eigentümlich gebautes Hautgewebe gegen mechanische äußere Beschädigungen und gegen Schrumpfungen in der Längsrichtung gut geschützt. Ein Kollabieren in der Querrichtung vermag die Epidermis nicht zu verhindern, weil die starren Teile der Epidermis durch Längsstreifen von viel zarter gebauten, normal orientierten Zellen voneinander getrennt sind.

Dagegen ist nicht leicht einzusehen, was Burns meint, wenn er am selben Ort sagt: „Durch die Schiefstellung der Epidermiszellen wird derselbe Zweck erreicht wie durch eine mehrschichtige Epidermis, und bedenkt man, daß diese ganze Zellage bedeckt ist von einer Kutikula, so müssen wir darin eine vorzügliche Einrichtung gegen Vertrocknung erblicken." Die mehrschichtige Epidermis ist gegenüber der einschichtigen als Wasserreservoir leistungsfähiger, aber die kutikulare Wasserabgabe wird durch die Vermehrung der Schichten des Hautgewebes nicht beeinflußt, sondern diese ist einzig und allein abhängig von der Durchlässigkeit der äußeren Epidermismembran, also besonders der Kutikula, für Wasser. Die Schiefstellung der Wände erhöht nun die Wasserkapazität einer Epidermis, gleichbleibende Höhe der Zellen angenommen, keineswegs, vielmehr wird durch die bedeutende Vermehrung der Wandsubstanz der für Zellsaft übrig bleibende Raum vermindert. Zudem kann ein Gewebe, das Wasser speichert, von seinen Vorräten nur dann abgeben, wenn die Zellen kollabieren können, durch Entspannung oder gar Faltung der Wände ihr Volumen zu verkleinern vermögen. Bei den xerophilen Stylidien sind die Epidermismembranen aber so dick, daß ein Kollabieren der Zellen unmöglich erscheint; tatsächlich zeigen die dickwandigen Teile der Epidermis z. B. von *St. piliferum* an Herbarmaterial¹) keine Deformierung, soweit sie nicht beim Trocknen gedrückt worden sind. Die Epidermis der Stylidien weist sich also, als normales lebendes Wasserspeichergewebe betrachtet, als keineswegs sehr zweckmäßig gebaut aus.

Man könnte allerdings daran denken, daß infolge der Form der Zellen die Wasserabgabe nach außen verhältnismäßig klein ausfällt. Die langen, schmal faserförmigen Zellen werden dem durchströmenden Wasser einen größeren Reibungswiderstand entgegensetzen als kurze weite Zellen. Diese Erschwerung der Wasserzufuhr zur transpirierenden Oberfläche könnte auf eine Trockenhaltung der Außenmembranen der Epidermis hinarbeiten, und eine nicht bis zur Sättigung imbibierte Membran verdunstet weniger Wasser als eine vollkommen gesättigte. Daß auf diesem Wege durch die Schieflegung der Epidermis eine einigermaßen beträchtliche Depression der Transpiration zustande kommt, ist aber außerordentlich unwahrscheinlich, weil bei der geringen Strömungsgeschwindigkeit des Wassers in den Epidermiszellen die Reibungswiderstände sehr klein sind und gegenüber den enormen Imbibitionskräften der Außenmembran gar keine Rolle spielen.

Wenn wir uns die faserförmigen Epidermiszellen der Stylidien mit Wasser gefüllt vorstellen, können wir höchstens in dem Verhalten dieses Hautgewebes gegenüber der von außen zugestrahlten Energie eine xerophile Anpassung erblicken. Licht- und Wärme-

---

¹) Mildbraed (l. c. p. 71) sagt vorsichtig, die Blätter von *St. piliferum* seien „in sicco apice introrsum curvata". Die sehr auffallende Einkrümmung wird aber nicht vermindert, wenn das Blatt in Wasser gekocht wird. Die Krümmung ist also nicht erst durch das Austrocknen des Blattes hervorgerufen.

strahlen dürften innerhalb der Epidermis eine beträchtliche Schwächung erfahren, bevor sie ins Mesophyll gelangen. Der Wärmeeffekt der in der Epidermis absorbierten Strahlen wird sich auf diese Weise weniger fühlbar machen, weil die Epidermis sich leichter abkühlen kann als das Mesophyll.

Nun ist aber für die extremsten Formen der Stylidiumblätter eine Möglichkeit zu erwägen, von der Burns nicht spricht, nämlich daß die faserförmigen, in mehrere Schichten übereinander gelagerten Epidermiszellen am ausgewachsenen Blatt abgestorben sind. Tatsächlich ist es mir an Herbarmaterial von *Stylidium piliferum* nicht gelungen, in den schiefen Epidermiszellen eine Spur von Plasma zu entdecken, während solches in den Spaltöffnungen führenden Partien der Epidermis zu finden war. Auch in typischem subepidermalem Wassergewebe ist an trockenen Blättern der geschrumpfte Plasmaschlauch nicht zu übersehen, so bei *Ficus elastica* und im Blattstielgelenk der Marantacee *Ctenanthe setosa*. Nimmt man hinzu, daß behöfte Tüpfel, wie sie in den dicken Wänden dieser schiefen Epidermiszellen vorkommen (z. B. bei *Stylidium streptocarpum* nach Burns, Fig. 6, p. 319, weniger schön ausgebildet bei *St. piliferum* nach eigener Beobachtung, Fig. 36), sonst nur von tracheidalen, toten Zellen bekannt sind, so gewinnt die oben ausgesprochene Vermutung an Wahrscheinlichkeit. Außerdem ist es bei den xerophilen Stylidien ganz gewöhnlich, daß Teile von Blättern absterben, trockenhäutig werden. So hat *St. piliferum* seinen Namen von den haarförmigen gekräuselten Spitzen seiner Blätter; diese Spitzen sind tot und erinnern auffallend an die bei xerophilen Laubmoosen verbreiteten Glashaare. Bei der von Bentham[1]) als *Squamosae* bezeichneten Gruppe sind die ersten,

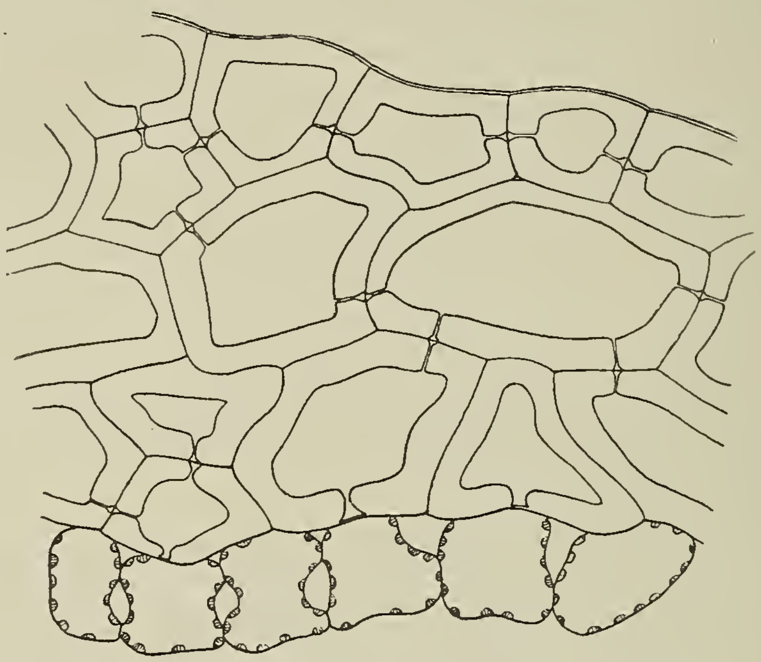


Fig. 36. *Stylidium piliferum (saxifragoides)*, Querschnitt aus dem obersten Drittel des Blattes, medianer Teil der oberen Epidermis mit der ersten Mesophyllschicht.

---

[1]) Bentham, Flora Australiensis. Vol. IV. 1869. p. 2.

kleinen Blätter der Rosetten am Rande breit trockenhäutig, während der Mittelstreifen grün ist. Bei *St. crossocephalum* F. Müll. zum Beispiel ist dieser skariöse Saum nur aus schief gestellten Epidermiszellen gebildet.

Wenn die schief gelegten Teile der Epidermis von *St. piliferum* wirklich tot sind und dementsprechend am lebenden Blatt Luft führen, so stellen sie eine ausgezeichnete xerophile Anpassung dar Einmal wird durch Totalreflexion, ähnlich wie an toten Haaren, ein großer Teil des auffallenden Lichts am Eindringen in das Blatt gehindert, und zweitens sind die toten Zellen für das darunter liegende Assimilationsgewebe auch ein sehr wirksamer Schutz gegen Transpiration. Die Lumina der toten Zellen dürften ständig von Wasserdampf erfüllt sein, der von der Oberfläche der Epidermis in viel geringerer Menge entweichen kann, als wenn die Außenmembranen mit flüssigem Wasser stark imbibiert wären.

Die mit Stomata versehenen Teile der Epidermis besitzen keine ausgesprochen xerophilen Charaktere, ebensowenig die Spaltöffnungsapparate selbst. Die Verschiebung ist also nicht wie bei *Hakea* für die xerophile Ausstattung der Spaltöffnungsapparate nutzbar gemacht. Das Ausgangsmaterial für die Schaffung des xerophilen Typus in der Gattung *Stylidium* ist eine Epidermis, die in Teile mit und Teile ohne Spaltöffnungen differenziert ist, etwa von der Gestaltung, wie wir sie bei *St. adnatum* R. Br. finden. Bemerkenswert ist, daß die Neigung zur Schieflegung in den betreffenden Zonen auch bei *St. adnatum* vorhanden ist; man findet nämlich isolierte oder zu Gruppen vereinigte Zellen mit schiefen Seitenwänden zwischen den viel zahlreicheren normal orientierten (Fig 37). Ob die senkrechte Stellung der spaltöffnungfreien Teile der Epidermis hier primitiv oder durch Reduktion zustande gekommen ist, läßt sich natürlich nicht entscheiden.

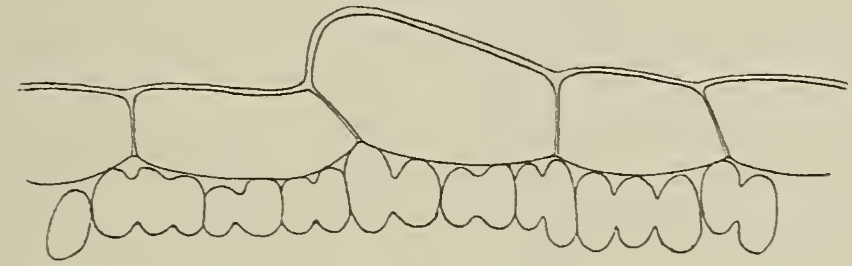


Fig. 37. *Stylidium adnatum,* Längsschnitt des Blattes. Die Blattspitze würde links liegen.

Schiefe Palisaden.

Von Elementen des Mesophylls, die Verschiebung erleiden können, sind zunächst die Palisaden zu nennen. Pick[1]) war der erste, der darauf hinwies, daß nicht selten die Palisaden in Blättern bezw. assimilierenden Sproßachsen schief auswärts gegen die Spitze gerichtet sind. Heinricher[1] und Lazniewski[2] haben dann noch viele Fälle kennen gelehrt, über die Entwicklungsgeschichte scheinen noch keine eingehenderen Beobachtungen vorzuliegen. Ich habe deshalb das Blatt von *Muscari botryoides* Mill. untersucht. Die Palisaden werden in normaler Orientierung angelegt. Während sie noch fast interstitienlos miteinander und mit der Epidermis zusammenhängen (später lockern sie sich stark), fangen sie nahe der Blattspitze an sich zu verschieben, und die Bewegung schreitet, wie bei der Wachstumsverteilung des Monokotylenblatts zu erwarten, allmählich nach unten fort. An der Blattspitze wie am Grund vollzieht sich der Übergang von der vertikalen zur schiefen Stellung allmählich.

---

[1]) Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. (Botan. Centralblatt. XI. 1882. p. 443.)

Die Verschiebung der Palisaden aus der Vertikalen erfolgt in allen mir bekannten Fällen im gleichen Sinn, nämlich von innen und unten nach außen und oben. Ebenso ist bei allen Blättern, die ich daraufhin untersuchte (außer Monokotylen *Arenaria longifolia, Dianthus caesius, Armeria vulgaris, Asperula tinctoria, Achillea ptarmica)*, die Blattentwicklung basipetal. Eine Ausnahme bildet *Hakea leucoptera,* bei der die sehr wenig verschobenen Palisaden in der gewöhnlichen Richtung abgelenkt erscheinen, während die Blattentwicklung akropetal ist. Auch in assimilierenden Sproßachsen erfolgt die Ablenkung, soweit mir bekannt, in derselben Richtung. So z. B. bei der Restionacee *Elegia* (vgl. Flora. Bd. 100. p. 532), wo die Entwicklung der Internodien wahrscheinlich basipetal ist, und bei *Spartium junceum* (Leguminose) mit akropetaler Internodienentwicklung.

Pick bringt das Phänomen in Beziehung zum Licht, indem er diesem eine richtende Wirkung zuschreibt. Daß davon nicht wohl die Rede sein kann, haben die Ausführungen von Heinricher (l. c.) und Haberlandt[3] dargetan. Und, die Richtigkeit der Pickschen Annahme sogar vorausgesetzt, könnte natürlich der Vorgang schwerlich einfach der sein, daß die Palisaden ihre Lage selbsttätig verlassen und eine andre einnehmen. Es bleibt also kaum eine andre Erklärung übrig als die von Heinricher gegebene und auch von Haberlandt angenommene, daß die Palisaden passiv durch das Wachstum der angrenzenden Gewebe verschoben werden. Welche physiologische bezw. ökologische Bedeutung dem Vorgang in gewissen Fällen zukommen kann, haben Pick und Lazniewski auseinandergesetzt.

Blattgelenk der Marantaceen.

Für die Blätter der Marantaceen ist charakteristisch eine unter der Lamina liegende cylindrische Anschwellung des Stiels, ein bei heliotropischen Bewegungen tätiges Gelenk, dessen anatomischer Bau schon mehrfach geschildert worden ist.[1] Der auffälligste Bestandteil des Gelenks ist ein mächtiges, aus radial gestreckten, lang prismatischen Zellen bestehendes Wassergewebe. Uns interessieren nur die Fälle, in denen die Zellen des Wassergewebes in der jeweiligen Radialebene schief zur Oberfläche gestellt sind. Ein Beispiel hiefür ist *Ctenanthe setosa* Eichl. Das Wassergewebe liegt zwischen dem zentralen, von Leitbündeln durchzogenen Parenchym und einer subepidermalen, Chlorophyll führenden Zellschicht. Im größten Teil des Gelenks sind die Wassergewebezellen sehr lang gestreckt und von innen und unten schief nach außen und oben gestellt (Fig. 39). An der Basis des Gelenkpolsters (Fig. 38) verliert sich das Wassergewebe ringsum sehr allmählich in das Stielparenchym, indem die Zellen niedriger werden und ihre Seitenwände sich der normalen Lage nähern. Nach oben zieht das Wassergewebe sich auf der Blattunterseite etwa 2—4 cm weit auf den Mittelnerv fort, wird ganz allmählich niedriger und schmäler und geht schließlich als scharfe Zunge ohne deutliche Grenze in das Parenchym des Nervs über. Oberseits findet es gegen die Blatt-

---

[1] Heinricher, Über isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. (Jahrb. f. wiss. Bot. XV. 1884. p. 502.)

[2] Lazniewski, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. (Flora. Bd. 82. 1896. p. 224.)

[3] Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Auflage. 1904. p. 258.

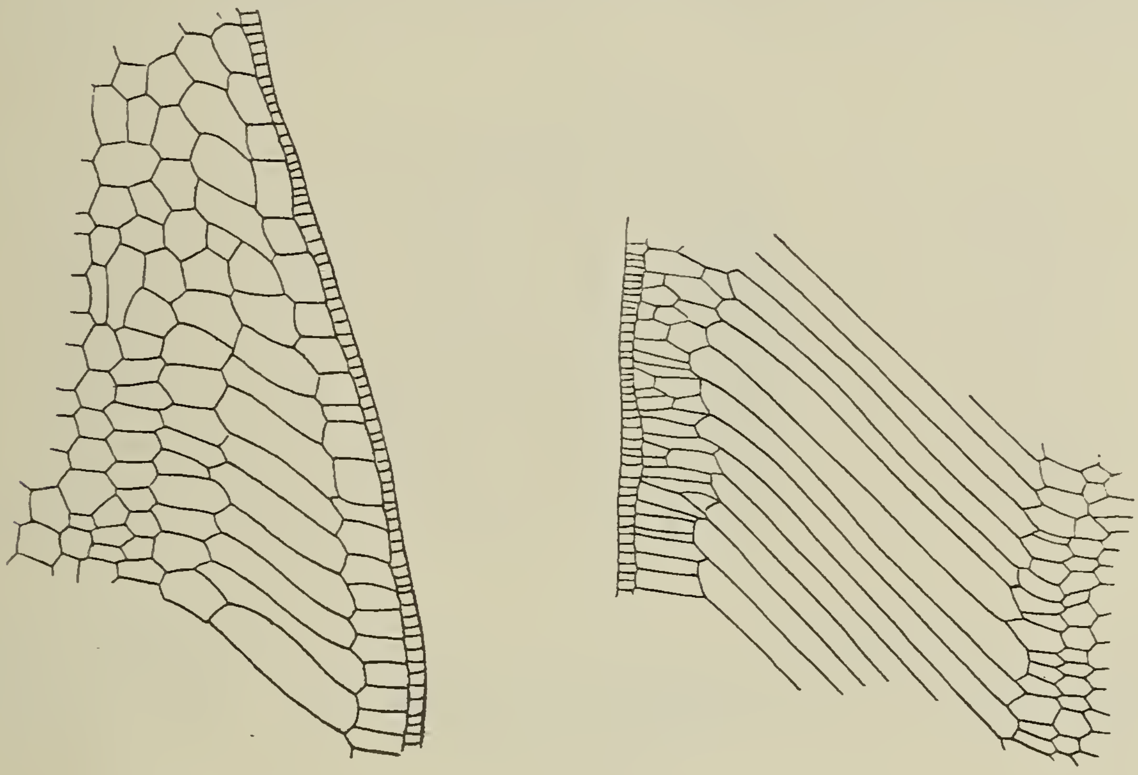


Fig. 38. Fig. 39.

Fig. 38 u. 39. *Ctenanthe setosa.* Längsschnitte vom Blattstielgelenk, Fig. 38 von der Basis, Fig. 39 aus der Gelenkmitte.

---

[1] Körnicke, Fr., Monographiae Marantacearum Prodromus. (Nouv. Mém. de la Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou. T. XI. 1859. p. 336.) — Petersen, *Marantaceae.* (In: Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. Teil II. Abteil. 6. 1889. p. 34.) Die Orientierung der Wassergewebezellen im Anschluß an Körnicke unrichtig dargestellt. — Debski, Über den Bau u. d. Bewegungsmechanismus der Blätter der Marantaceen. (Anzeiger der Akademie d. Wiss. in Krakau. 1895. p. 244.) Ist ein ausführliches deutsches Résumé über eine polnisch geschriebene Arbeit des Verf. in den Abhandl. d. Akad. von Krakau. T. 31. 1896.) — Schwendener, Das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin. 24. 1896. p. 535.)

spitze hin zugleich mit dem scharf über den Ansatz der Lamina vortretenden Gelenkpolster seinen unvermittelten Abschluß (Fig. 40). Der Ausgleich der Schiefheit vollzieht sich hier auf einem sehr kleinen Raum, innerhalb weniger Zellen, und das wird, ähnlich wie an der Blattspitze von *Stylidium*, ermöglicht durch die Oberflächengestaltung. An der scharfen Krümmung, die die Epidermis hier macht, stehen die stark verkürzten Zellen des Wassergewebes schon senkrecht zur Oberfläche und doch noch parallel zu den abwärts anschließenden Zellen, die schief zum zugehörigen Stück der Oberfläche geneigt sind. Jenseits der Krümmung, gegen die Spreite hin, sind die Zellen, eben weil sie sich senkrecht zur Epidermis orientieren, sogar noch weiter nach der Richtung verschoben, in der die Ablenkung der schiefen Zellen erfolgt. Doch wird das ziemlich verdeckt durch die Abnahme der Höhe der Zellen.

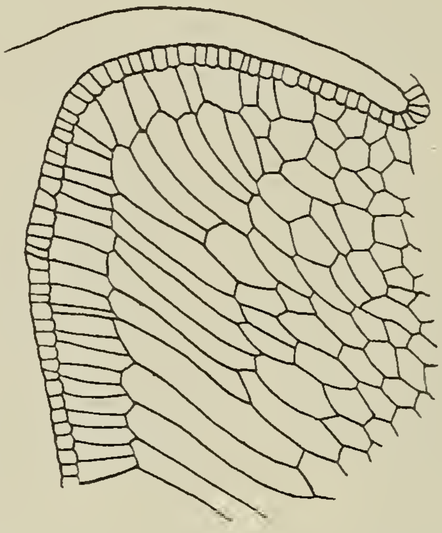


Fig. 40. *Ctenanthe setosa.* Längsschnitt von der oberseitigen Endigung des Blattstielgelenks.

Was Debski an der Entwicklungsgeschichte des Wassergewebes bemerkenswert findet, „ursprünglich genau horizontale Streckung, sowie vollständiges Fehlen von Teilungen der Zellen während der Streckung“, kann ich nach Beobachtungen an *Ctenanthe setosa* bestätigen. In Fig. 41 sind die Zellen der Schicht, die später das Wassergewebe darstellt (der zweiten unterhalb der Epidermis), noch senkrecht zur Oberfläche orientiert, in Fig. 42 erscheinen sie schon bedeutend vergrößert, der Länge wie der Weite nach, und schief gestellt. Zu ergänzen ist nur, daß die Schieflegung oben beginnt und abwärts, gegen das basale Meristem hin, fortschreitet. Beim Beginn der Verschiebung sind die Zellen schon palisadenförmig gestreckt, doch vergrößern sie sich noch bedeutend nach allen Dimensionen.

Der Vorgang der Verschiebung.

Es handelt sich nun darum, eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie die Verschiebungsvorgänge, geometrisch betrachtet, verlaufen. Wenn zum Beispiel die Innenwand jeder Epidermiszelle von der Projektion der Außenwand auf die Mesophylloberfläche weg gegen die Blattspitze *(Hakea)* oder gegen den Blattgrund *(Stylidium)* verschoben erscheint, so kann beides dadurch zustande gekommen sein, daß die Außenwand sich an der ruhenden Innenwand vorbeibewegt hat (bei *Hakea* von oben nach unten, bei *Stylidium* umgekehrt), oder die Innenwand an der ruhenden Außenwand vorbei (bei *Hakea* von unten nach oben, bei *Stylidium* umgekehrt), oder dadurch, daß beide Bewegungen kombiniert sind. Wenn wir von den Phänomenen des gleitenden Wachstums einzelner Zellen innerhalb der Gewebe absehen, kann bei akropetaler Entwicklung, wie sie bei *Hakea* vorliegt, nur spitzenwärts gerichtete Bewegung der Gewebe eintreten. Auch bei basipetaler Entwicklung *(Stylidium)* ist auf den das Blatt tragenden Stengel hingerichtete Bewegung natürlich nicht möglich. Es ist aber wohl gerechtfertigt, hier die Bewegungsvorgänge auf die zuerst ausgewachsene Blattspitze zu beziehen. Und relativ zur Spitze führt alles Wachstum zu basipetaler Bewegung. Gehen wir also davon aus, daß bei basipetaler Entwicklung nur basalwärts gerichtete Bewegung in den Geweben erfolgt, bei akropetaler nur spitzenwärts gerichtete, so läßt sich aus dem Sinn der Ablenkung der verschobenen Gewebe entnehmen, welche Zone den Anstoß zur Verschiebung gibt.

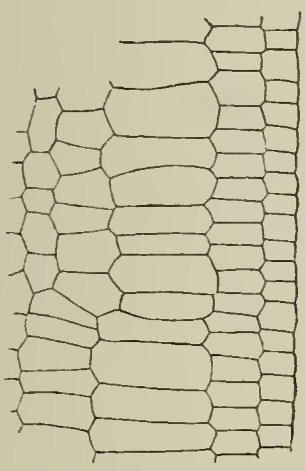


Fig. 41.

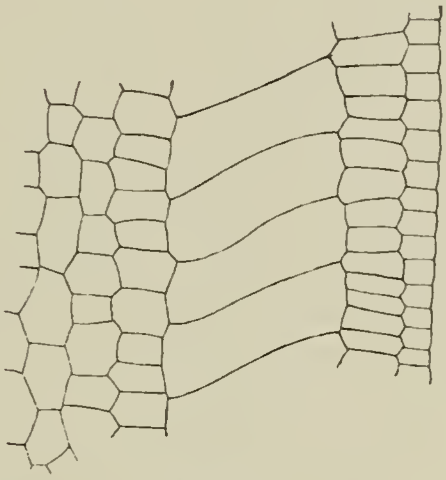


Fig. 42.

Fig. 41 u. 42. *Ctenanthe setosa.* Längsschnitte von einem jungen Blattstielgelenk.

Bei *Hakea* muß dann die Verschiebung der Epidermis darauf zurückgeführt werden, daß die Innenwände der Epidermiszellen samt dem von ihnen umschlossenen Gewebe sich gegen die Spitze zu an den Außenwänden vorbeischieben. Der Prozeß wird an der Blattbasis in der Weise beginnen, daß in einigen Zellen die Innenwand stärker wächst als die Außenwand. In der Zelle 1, die der Basis am nächsten liegt (vgl. die schematische Figur 43), steht die untere Seitenwand *(a)* noch senkrecht, die obere Seitenwand *(b)* ist dadurch, daß die Innenwand sich stärker gestreckt hat als die Außenwand, etwas schief. In der Zelle 2 summiert sich zu der durch eigene Wachstumstätigkeit erzeugten Verschiebung der Wand *c* noch der von der Zelle 1 ausgeübte Schub, die Wand *c* ist also schon stärker geneigt als die Wand *b*. Und so pflanzt sich die Verschiebung mit zunehmender Amplitude fort bis zur Zelle 3, deren obere Seitenwand *(d)* schon beträchtlich schief steht. Wenn nun die Außenmembranen der Zellen im Wachstum dauernd hinter den Innenwänden zurückblieben, müßte irgendwo eine Zerreißung eintreten. Es muß also die Differenz in der Länge dadurch kompensiert werden, daß in einer weiter von der Basis entfernten Zone (Zelle 5—7) die Außenwände stärker wachsen als die Innenwände. Zwischen den beiden sich entgegengesetzt verhaltenden Zonen mag eine Übergangszone liegen (in der Figur repräsentiert durch die Zelle 4), in der Außen- und Innenmembran gleich schnell wachsen.

Die Verschiebung schreitet weiter gegen die Spitze fort, indem sukzessive auch in den Zellen 4—7 die Innenwände im Wachstum die Außenwände zu überholen beginnen, so daß Innen- und Außenmembranen gleiche Länge erreichen und die Seitenwände zu den weiter gegen den Blattgrund gelegenen parallel, d. h. zur Oberfläche schief werden. Oberhalb der Zelle 7 muß dann wieder Kompensation geschaffen werden, dadurch, daß hier die Außenwände sich früher zu strecken beginnen als die Innenwände. Eine mäßige Verschiebung der Seitenwände kann also durch die ganze Blattlänge hin zustande kommen, wenn, von der untersten Zone an der Basis abgesehen, die Außenwände früher in die Streckung eintreten als die Innenwände. An der Spitze des Blattes bleibt eine Zone endgiltig erhalten, in der durch stärkere Verlängerung der Außenwand Kompensation erfolgt, im übrigen aber erreicht am Ende jede Innenwand dieselbe Länge wie die zugehörige Außenwand, so daß die Seitenwände parallel stehen.

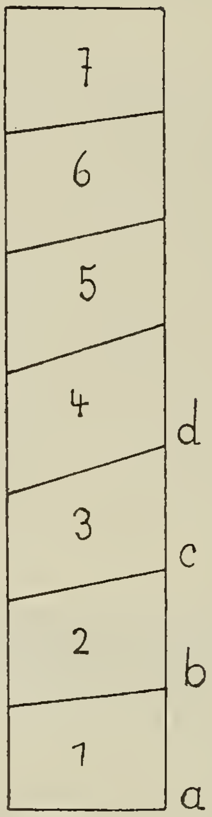


Fig. 43. Erklärung im Text. Links Außen-, rechts Innenseite.

Die Epidermis erscheint schon auf der ganzen Blattlänge verschoben, bevor die Verschiebung an irgend einer Stelle das Maximum erreicht hat. Wie dann die lange andauernde Steigerung der Verschiebung zustande kommt, läßt sich im einzelnen nicht angeben, weil nicht zu ermitteln ist, ob der ganze Prozeß der Verschiebung vom ersten Anfang bis zum Abschluß einheitlich und stetig verläuft, oder ob kompliziertere Oszillationen und Regulationen, etwa in Form von zahlreichen Verschiebungswellen, die der ersten gleichen, im Spiel sind.

Sichergestellt dürfte aber der Punkt sein, daß der Anstoß zu der Verschiebung durch das Binnengewebe gegeben wird, während das Wachstum der Epidermis nur kompensatorisch tätig ist.

Bei *Stylidium* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, nur ist die Blattentwicklung basipetal. Nach dem oben Gesagten sind innerhalb des Gewebekörpers nur basal gerichtete Bewegungen möglich, es muß also, damit die Lagerung der Epidermiszellen zustande kommen soll, wieder, wie bei *Hakea*, das Binnengewebe an der Epidermis vorbeiwachsen; nur so können die Seitenwände der Epidermiszellen ihre schiefe Lage von oben und außen nach unten und innen annehmen. Im ersten Anfang der Blattentwicklung spielt aber ein anderer Faktor eine Rolle, den Burns sogar ausschließlich für die Verschiebung verantwortlich macht, wenn er sagt, die schiefe Lage der Epidermiszellen werde durch Spitzenwachstum herbeigeführt.[1] An der ganz jungen Blattanlage strecken sich nämlich die Epidermiszellen auf der äußersten Blattspitze in die Länge, und dadurch werden die Außenwände der nach unten anstoßenden Zellen veranlaßt, stärker zu wachsen als die Innenwände, so daß die Seitenwände gegen die Blattspitze hin sich neigen. Hier haben wir also zunächst aktive Bewegung der Außenwände an den Innenwänden vorbei gegen die Spitze. Wenn aber das Spitzenwachstum des Blattes abgeschlossen ist, hört diese spitzenwärts gerichtete Bewegung auf, und die basipetale Streckung des Binnengewebes, die sich an der Spitze mit der akropetalen der Epidermis kombiniert und die Schieflegung steigert, bleibt bei der Verschiebung des weiteren Epidermiszuwachses — das Meristem des Blattes ist ja während der Verschiebung der älteren Teile noch tätig — allein aktiv beteiligt. Nicht zu vergessen ist, daß diese Differenzen im Wachstum, die zur Verschiebung führen, von der Spitze abgesehen, nur auf gewissen Längszonen stattfinden, während der Spaltöffnungen tragende Rest der Blattoberfläche von der Verschiebung ganz unberührt bleibt. Auf der Grenzzone zwischen den am stärksten sich verschiebenden Partien und den gerade bleibenden Teilen findet natürlich in der Richtung quer zur Blattachse allmählicher Ausgleich statt, wie am Grund in der Längsrichtung. Auf dem Blattquerschnitt kommt das darin zum Ausdruck, daß die Übereinanderschichtung der Epidermiszellen nach den Seiten allmählich abnimmt und zuletzt ganz aufhört (vergl. Burns Figur 31).

---

[1] l. c. p. 317.

Das Verhalten der beteiligten Gewebe im Gelenkpolster der Marantaceen und in Blättern mit schiefen Palisaden ist dem der Epidermis von *Stylidium* ganz analog vorzustellen. Ein Unterschied liegt zunächst darin, daß nicht die Teile der Epidermis zu verschiedener Zeit sich strecken, sondern daß die Epidermis als Ganzes, bezw. Epidermis + eine Mesophyllschicht, der zweiten bezw. der dritten Mesophyllschicht samt Binnengewebe gegenübersteht, wobei die zwischenliegende erste bezw. zweite Schicht des Mesophylls die Verschiebung erleidet. Außerdem wird, was wichtiger ist, der Anfang der Schieflegung nicht an der Oberfläche, sondern mitten im Gewebeverband gemacht, es ist also von Anfang an nur basal gerichtete Bewegung möglich. In der Zone, wo die Verschiebung beginnt, gibt die Verlängerung des Binnengewebes den Anstoß. Die jungen Palisaden, um bei dem einen Beispiel zu bleiben, werden im Längsschnitt hier trapezförmig, und dies wird nicht durch nachfolgendes gesteigertes Wachstum der Epidermis korrigiert. In der nach unten anschließenden Zone muß die Epidermis sich entsprechend stärker strecken als das Binnengewebe. Es läuft also eine Zone stärkeren Wachstums der Epidermis vor einer Zone stärkeren Wachstums des Binnengewebes von oben nach unten her. An der Basis des ausgewachsenen Blattes folgt auf die Streckung der Epidermis keine entsprechende Streckung des Binnengewebes, die Palisaden mit parallel schiefen Seitenwänden gehen also durch trapezförmige in normal gestellte über.

So weit erscheint es möglich, die beobachteten Verschiebungen auf ein Vorbeiwachsen der Binnengewebe an den äußeren Geweben zurückzuführen. Das gelingt aber nicht bei den Palisaden des Blattes von *Hakea leucoptera*, die nach außen und oben orientiert sind, trotzdem durch das akropetale Wachstum die Epidermiszellen in der umgekehrten Richtung abgelenkt werden. Die Verschiebung der Palisaden und der eingestreuten sklerenchymatischen Idioblasten („Stützzellen") ist neben der Schiefheit der Epidermis sehr gering, aber doch nicht zu übersehen. Und die Verschiebung der Palisaden ist schon sichtbar, bevor die Schieflegung der Epidermis ganz abgeschlossen ist. Es kann also nicht angenommen werden, die Verschiebung werde durch basal gerichtetes Vorbeiwachsen des Binnengewebes an Palisaden + Epidermis herbeigeführt, wobei die zumeist (bis zum Abschluß der Epidermisverschiebung) akropetale Wachstumsrichtung des Blattes in basipetale verkehrt sein müßte. Vielmehr muß die Palisadenschicht ihre Verschiebung demselben Wachstumsvorgang verdanken wie die Epidermis. Als eigentlich aktiv haben wir, wenn wir bei den bis jetzt festgehaltenen Vorstellungen bleiben, in diesem späten Stadium des Blattwachstums also die Zone zu betrachten, die von den Innenmembranen der Epidermis, den Außenwänden der Palisaden und den subepidermalen Ästen der Stützzellen gebildet wird. Langsamer als diese Zone wächst einerseits die Außenmembran der Epidermiszellen, andrerseits das Binnengewebe innerhalb des Palisadenrings. So wird für die Palisaden derselbe Effekt erreicht, wie wenn das Binnengewebe aktiv von oben nach unten an der

Epidermis vorbeigleitet. Ebenso muß bei *Spartium* die Epidermis als aktiv gegenüber dem Binnengewebe bezeichnet werden.

Daß die Palisaden an aufrechten Assimilationsorganen, wenn überhaupt, immer im selben Sinn verschoben erscheinen, nämlich nach außen und oben, ist vielleicht ein Hinweis darauf, daß die Verschiebung die Palisaden tatsächlich in eine günstige Lage zum Licht bringt, wie Pick und Lazniewski wollen.

Gemeinsam ist den Fällen, in denen am ausgewachsenen Organ die Zellen der Epidermis oder des Mesophylls nicht senkrecht zur Oberfläche stehen, nur das eine, daß diese Orientierung nachträglich, bei der Zellstreckung, erworben wird. Wenn wir je nach der Richtung der Organentwicklung Bewegung nur in einem Sinn annehmen, muß die aktive Rolle bei der Verschiebung in den meisten Fällen dem Binnengewebe, aber doch gelegentlich der Epidermis zugesprochen werden. Nach dem gegebenen Erklärungsversuch scheint also eine durchgreifende Gesetzmäßigkeit zu fehlen. Mit der Bezeichnung aktiv soll dabei über mechanische Beziehungen, d. h. über Druckverhältnisse, nichts ausgesagt sein; das Wort soll nur zum Ausdruck bringen, daß das betreffende Gewebe durch verfrühte Streckung die Verschiebung in die Wege leitet.

Bleibt das Binnengewebe bis dicht zur Epidermis solidarisch, so wird die Epidermis selbst verschoben, indem die Innenwände der Epidermis mit dem Mesophyll zusammengehen, während die Außenwände zurückbleiben. Schließt ein Teil des Mesophylls sich in der Wachstumsverteilung an die Außenwand der Epidermis an, so bleibt die Epidermis oder sogar noch eine Mesophyllschicht mit ihr *(Ctenanthe)* gerade und die zwischen den antagonistischen Zonen liegende Schicht (z. B. die Palisaden) wird verschoben.

Der endliche Ausgleich der Verschiebung, d. h. der Übergang von den schiefen Zellen zu den normal gestellten, vollzieht sich in Geweben, die in der Längsrichtung ungestört zusammenhängen, sehr allmählich, ebenso wie der Beginn und die Steigerung der Schiefheit in der Zone, wo die Verschiebung anfängt. An freien gekrümmten Oberflächen (Blattspitze von *Stylidium,* Grenze zwischen Spreitenoberfläche und Gelenkpolster bei *Ctenanthe*) erfolgt der Übergang dagegen auf einer Zone von sehr geringer Ausdehnung.

Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen.

Von

Z. Woycicki.

Mit 151 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Jedem Botaniker und, wie ich wohl annehmen darf, gewiß auch einer großen Anzahl von Laien, ist das Faktum des Auseinanderspreizens des Blütenstandes bei der großen Mehrzahl der Gräser gleich nach dem Hervortreten des letzteren aus der Blattscheide eine bekannte Erscheinung.

Viele werden sicherlich schon beobachtet haben, wie einer der gewöhnlichsten Bewohner unserer Wiesen, Parkanlagen und Gärten, oder sogar auch unserer Straßendämme — die Gattung *Poa* —, die von ihr eingenommenen Stellen meist wie mit einem dichten Teppiche bedeckend, schon im zeitigen Frühjahre, nachdem die Pflanze kaum aus dem Winterschlafe erwacht ist und die nötige Anzahl von Blättchen entwickelt hat, aus der Spitze ihrer kurzen Triebe die anfänglich zusammengefalteten Büschel des Blütenstandes hervortreten läßt, der sich dann allmählich entfaltet und, von oben anfangend, seine Achsen eine nach der andern auseinanderspreizt, bis diese letzteren eine mehr oder weniger perpendikuläre Richtung zur Hauptachse des ganzen Komplexes angenommen haben. Damit ist es aber noch nicht genug: die sich abspreizenden Äste, welche, wie bekannt, mit Achsen höherer Ordnung besetzt sind, welch letztere ihrerseits ebenfalls nicht eher zur Ruhe gelangen, bis sie nicht ihre bestimmte Lage angenommen haben, zeigen öfter eine der Hauptachse des Stengels ganz entgegengesetzte Richtung. Auf diese Weise ergibt sich ein ungewöhnlich kompliziertes System von nach den verschiedensten Seiten gerichteten Ästen, die mit Ährchen besetzt sind, welche ebenfalls ihre schuppenartigen Hüllen zur Blütezeit öffnen. Mit einem Worte: während der Dauer der Entwicklung des Blütenstandes unseres Grases beobachten wir eine ganze Reihe von Bewegungserscheinungen, deren Bild sozusagen ein in jeder Minute wechselndes ist.

Diese Erscheinung ist umso interessanter, als sich für sozusagen viel „feinere“ Bewegungserscheinungen schon längst Forscher gefunden hatten, während die eben erwähnte, soweit mir bekannt, erst einige Male, und auch dann nur oberflächlich, in der botanischen Literatur erwähnt wird. So schweigt z. B. sogar Haberlandt in der letzten Auflage seines gründlichen Werkes „Physiologische Pflanzenanatomie“ darüber vollständig, obgleich er in dem „die lebenden Bewegungsgewebe“ behandelnden Kapitel die *Gramineae* erwähnt bei der Betrachtung der Blattanschwellungen an den Knoten, mit deren Hilfe der negativ geotropisch reagierende Halm bestrebt ist, eine mehr oder weniger senkrechte Lage einzunehmen.

Zu denjenigen Forschern, welchen diese so allgemein verbreitete Erscheinung nicht fremd geblieben war, gehört auch der bekannte Verfasser der Monographie der Gramineen E. Hackel. In einer im Jahre 1880 in der Botanischen Zeitung unter dem Titel „Über das Aufblühen der Gräser“ veröffentlichten kurzen Abhandlung, in welcher der Verfasser die mechanischen Ursachen der Spreizung und Schließung der Blütenschuppen bespricht, kommt er zu der Schlußfolgerung, daß der Schwerpunkt des ganzen Vorganges auf den Lodiculae beruht, die als „Schwellkörper“ wirken, ganz analog den sogenannten „Entfaltungspolstern“, welche „in den Winkeln der Rispenäste“ gelagert sind. Eben diese Polster sind es, welche nach den Worten Hackels durch ihre Anschwellung „die Divergenz während der Anthese bewirken“ (p. 436), während ein Verschrumpfen und Zusammenfallen derselben die rückgängige Schließung der Äste des Blütenstandes hervorruft; im entgegengesetzten Falle, wenn „ihr Gewebe dauerhaft wird“, bleiben die Äste gespreizt.

Diese Bemerkung ist umso interessanter, als sie der Verfasser in seiner Monographie überhaupt nicht aufnahm, und noch erstaunlicher ist der Umstand, daß er es nicht für nötig hielt, die Rolle und Bedeutung der Lodiculae, mit denen er sich persönlich beschäftigte, näher zu berühren.

Ungefähr drei Jahre später erschien in der Zeitschrift „Pringsheims Jahrbücher“ die Arbeit K. Goebels[1]), in welcher der bekannte Morphologe auf die Polster, als auf höchst wichtige Organe hinwies. Grade diesen verdanken, nach den Worten des Verfassers, die Achsen diejenigen Veränderungen ihrer Lage, welche wir an den Blütenständen der Gramineen während ihrer Blütezeit beobachten. Diese Veränderungen in der Lage der Achsen, welche mit ihrer Bauchseite, d. h. mit ihrer äußeren Seite, sich allmählich nach unten kehren, ist daher keineswegs auf eine „unregelmäßige Belastung der Infloreszenzäste“ zurückzuführen, sondern müssen ausschließlich dem Umstande zugeschrieben werden, daß die Seitenäste an ihrer Basis von der Hauptachse des Blütenstandes „durch Gewebepolster“ weggedrängt werden. Die durch die Polster geleistete Arbeit erklärt K. Goebel durch deren Fähigkeit des „Anschwellens“, d. h. er bezeichnete sie mit demselben Ausdruck, welchen auch E. Hackel für die Tätigkeit derselben wählte.

---

[1]) Goebel, K., Beiträge z. Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. (Pringsh. Jahrb. XIV. 1883.)

Aber seit den Untersuchungen Goebels, welcher, wie aus dem oben angeführten ersichtlich ist, den uns interessierenden Gegenstand nur vorübergehend berührt, blieb die nähere Bekanntschaft mit den Bewegungspolstern der Gräser unberührt, obgleich die Bearbeitung desselben Themas bei anderen Pflanzen eine sehr lebhafte war.

Ganz abgesehen davon, daß eine nach der anderen Arbeiten erschienen, die uns über den Bau und den Mechanismus der Tätigkeit der polsterartigen Blattglieder bei den zu Variationsbewegungen [1]) fähigen Pflanzen Aufschluß geben, wie z. B. bei *Mimosa, Phaseolus, Oxalis* etc., so blieb auch das Verständnis der autonomen periodischen Bewegungen, mit welchem Thema sich so hervorragende Forscher wie Pfeffer, Darwin, Molisch u. a. beschäftigen, in lebhaftester Berücksichtigung.[2])

Etwas anders verhält sich die Sache hinsichtlich der Aufklärung derjenigen Reihe von Erscheinungen, welche weder in die eine noch in die andere der oben angeführten Kategorien eingestellt werden können, die aber unter den höheren Pflanzen eine sehr große Verbreitung besitzen. Der Nomenklatur Josts folgend, konnte man sie als autonome „ephemere“ Bewegungen bezeichnen, d. h. als solche Bewegungen, welche keine periodische oder rythmische Regelmäßigkeit besitzen und deren Ursachen wir bis jetzt noch nicht näher zu erklären wissen“.[3])

Als Beispiele derartiger, bisher von der reichhaltigen Literatur über die Bewegung der Pflanzenorgane nur sehr flüchtig berührten Erscheinungen lassen sich aus den mir bekannten hier anführen: die Biegungen der Blütenstiele bei den Alsineen während der Reifezeit ihre Früchte (vergl. *Spergula, Spergularia* oder *Holosteum*), die Rückwärtsbiegung der Fruchtträger bei vielen Geraniaceen [4]), oder endlich die in Rede stehende Reihe von Bewegungen der Achsen und Ährchenträger bei den Gramineen, welche letztere den Gegenstand meiner jetzigen Untersuchungen bilden und welche, in anbetracht der von mir beabsichtigten weiteren Fortsetzung und Erweiterung des Beobachtungskreises über ähnliche Erscheinungsarten auch bei anderen Gruppen des Pflanzenreiches, nur den ersten Teil der von mir unternommenen Bearbeitung darstellen.

---

[1]) Vergl. die Literaturangaben in: Pfeffer, „Pflanzenphysiologie“; — Jost, „Pflanzenphysiologie“; — Haberlandt, „Physiologische Pflanzenanatomie“.

[2]) Vergl. die Literaturangaben in den oben angeführten Abhandlungen.

[3]) Jost, l. c. S. 657.

[4]) Während der Korrektur dieser Arbeit ist eine Dissertation von F. Pladeck über dieses Thema erschienen. Deswegen kann ich nur auf sie hinweisen, ohne die Einzelheiten zu berühren. (Pladeck, F., „Der anatomische Bau gammo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele“. Diss. Breslau 1909.)

Die vorliegende Arbeit war von mir bereits im Jahre 1904 auf Initiative von Prof. Goebel begonnen worden, welchem ich mir bei dieser Gelegenheit meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen erlaube für das — während meines zweimaligen Aufenthaltes in München — erwiesene große Interesse an der von mir unternommenen Arbeit.

I. Abteilung.

Experimentale Untersuchungen.

Die erste Frage, deren Lösung auf experimentalem Wege im bejahenden oder verneinenden Sinne zu lösen wünschenswert erschien, war natürlich die Frage bezüglich der Anteilnahme der polsterartigen Gebilde — die von Hackel „Entfaltungspolster“ genannt wurden — an der Arbeit der Spreizung der Achsen, deren Anzahl, wie ich solches als gut bekannt annehme, bei den verschiedenen Vertretern der Gräser eine höchst unbeständige ist.

Dactylis besitzt z. B. an jedem Knoten des Hauptstengels je einen Seitenast; *Poa* hat deren je einen oder je zwei; *Bromus* je drei, vier oder fünf; dieselbe Anzahl wiederholt sich auch bei vielen anderen Gramineen, so z. B. bei *Milium* (vergl. die anatomischen Untersuchungen).

Nachdem ich einige gut entwickelte, gesunde Exemplare von *Dactylis* und *Bromus,* bei denen die Polster, wie wir aus dem weiter nachfolgenden ersehen werden, außergewöhnlich kräftig entwickelt sind, ausgewählt hatte, wurden sie in Töpfe gepflanzt und einige Zeit lang im Garten ins Freie gestellt. Nachdem sie sich hier von dem Umpflanzen wieder völlig erholt hatten, wurden sie in das Laboratorium gebracht und an der äußeren oder innern Seite der Fenster aufgestellt.

Bei einem Teile der Individuen, sowohl von *Dactylis,* als auch von *Bromus*, bemühte ich mich, die Polster der unteren Achsen vorher auszuschneiden, d. h. an einem Zeitpunkte, an welchem der Blütenstand kaum erst aus der Blattscheide herauszutreten begann.

In denjenigen Fällen, in welchen diese Operation des Ausschneidens der Polster eine gelungene war, verlief die weitere Entwickelung der Blütentriebe normal, nur mit dem Unterschiede, daß die oberen, nicht operierten Achsen sich abspreizten, wie bei den Kontrollexemplaren, während die unteren Achsen entweder während der ganzen Zeit ihre ursprüngliche Lage beibehielten, oder sich nur auf eine sehr unbedeutende Entfernung von der Hauptachse abneigten. Diese letzterwähnte Erscheinung trat bei *Dactylis glomerata* ein, wo, wie die Untersuchung zeigte, außer den Polstern an der Basis der Seitenachsen, ebensolche Polster, den ersteren gegenüberliegend, auch an der Hauptachse vorhanden sind.

Die Neigungswinkel schwankten bei den konstatierten Fällen innerhalb der geringen Spreizungsentfernungen von 10—15°.

Die andere Partie des in Töpfe gepflanzten und von Zeit zu Zeit begossenen Materials verblieb im Zustande völliger Ruhe, bis sich die Blütenstände vollständig entfaltet hatten und aufgeblüht waren.

Wenn hierauf, nachdem die Spreizungswinkel in der Vertikalebene gemessen worden waren, an den unteren Achsen die Polster herausgeschnitten wurden, so nahmen die Achsen, deren Entfernung der Spitze des Seitentriebes vom Hauptstengel 140° oder annähernd soviel betrug, beinahe augenblicklich eine Lage ein, die einem Winkel von 60° entsprach; nach Verlauf von 10 Minuten verkleinerte sich dieser Spreizungswinkel auf 30°, nach einer halben Stunde auf 25° und nach Verlauf von 24 Stunden nach dem Ausschneiden der Polster betrug der Spreizungswinkel 15° und blieb so unverändert während der ganzen weiteren Beobachtungsperiode, welche noch auf zehn Tage fortgesetzt wurde. (Fig. I, *A*.)

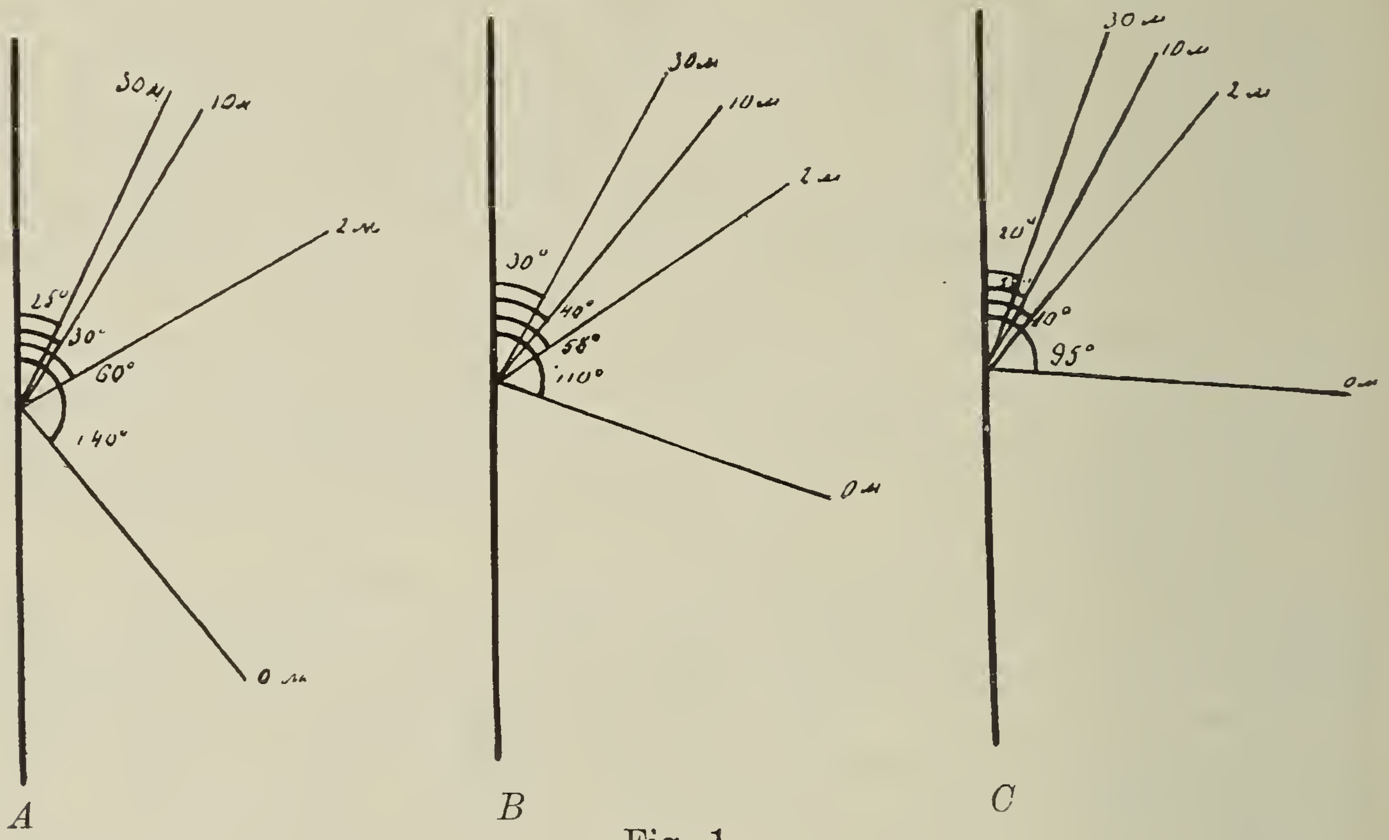


Fig. 1.

Die Veranstaltung dieses Experimentalversuches bezüglich der Variationsfähigkeit des Spreizungswinkels war eine ebenso einfache, wie bei Schwendener bei dessen Untersuchungen über die Bedeutung der „Gelenkpolster" bei *Mimosa*[1]), d. h. neben den Töpfen stand ein Stativ mit einer möglichst nahe an die zu untersuchenden Achsen herangerückten vertikal gestellten Glastafel, auf welcher mit Tusche von Zeit zu Zeit die Veränderungen in der Lage der Äste markiert wurde.

Wenn man höher gelegene Achsen von *Dactylis* nimmt, bei denen der Spreizungswinkel selten 100° erreicht, oder wie auf der angegebenen Skizze bis 110° (Fig. 1, *B*), so wiederholt sich auch hier genau dasselbe. Im ersten Moment (nach Verlauf von zwei Minuten) hebt sich die Achse schnell bis zu einem Winkel von 58°, nach 10 Minuten betrug der Spreizungswinkel 40°, nach einer halben Stunde betrug er 30° und in dieser Lage verblieb die Achse, denn sogar nach Verlauf von einigen Tagen konnte keine Veränderung in der Lage derselben mehr festgestellt werden.

---

[1]) cf. S. Schwendener, „Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*". (Sitz.-Ber. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. XIV. 1897. p. 15.)

Die an mehreren Exemplaren von *Bromus arvensis* vorgenommene gleiche Operation ergab im allgemeinen mehr oder weniger ähnliche Ziffern, von denen ich hier, mich auf das oben gesagte beziehend, nur die Beobachtungsresultate eines einzigen Triebes anführe. Eine der am stärksten entwickelten Achsen des unteren Knotens zeigte einen Spreizungswinkel von 95°. Sofort nach dem Ausschneiden des Polsters erhob sich die Achse auf 40°, nach zehn Minuten betrug der Spreizungswinkel 28°, nach einer halben Stunde verringerte er sich auf 20°, nach 24 Stunden ergab sich ein konstant bleibender Spreizungswinkel von 10° zwischen Seitenachse und Hauptstengel. (cf. Fig. I, *C.*)

Beide Versuche zeigen also deutlich, daß diejenige Rolle, welche Hackel und Goebel a priori den Polstern der Gräser zuschrieben, denselben tatsächlich zukommt, daß ohne die Polster die Achse weder imstande ist, sich in normaler Weise herabzusenken, noch die Fähigkeit besitzt, sich in derjenigen Lage zu erhalten, welche sie in diesem oder jenem Entwicklungsstadium einnimmt.

Nun sollte aber noch aufgeklärt werden: In welchem Abhängigkeitsverhältnis steht die Entwicklung und Tätigkeit dieser Bewegungsorgane zu gewissen äußeren Einflüssen, und zwar vor allem zur Schwerkraft und zum Lichte?

Im ersteren Falle mußte zunächst unbedingt festgestellt werden, ob wir es hier nicht mit geotropischen Erscheinungen zu tun haben, und wenn dies der Fall ist, in welchem Maße und bis zu welchem Grade sie von der Schwerkraft abhängig sind.

Zu diesem Zwecke wurden einige Exemplare von *Poa annua* L., bei welcher die Gewebepolster sehr schön entwickelt sind (vergl. weiter unten in dem Kapitel „Anatomisch-experimentaler Teil“), mit der Gartenerde, in welcher sie wuchsen, in Blumentöpfe gepflanzt und in umgekehrter Lage auf Stative gebracht.

An einem dieser Stative wurden an den Blattscheiden kleine Gipskugeln angehängt, die den Zweck hatten, die Achsen möglichst in perpendikulärer Richtung zu erhalten, da andernfalls in den Gelenkgliedern infolge des, wie bekannt, verstärkt auftretenden Wachstumsprozesses eine Biegung des ganzen Triebes und das Bestreben eintrat, eine möglichst normale Stellung einzunehmen. An den übrigen Stativen wurden ebensolche Kügelchen an den Spitzen der bereits heraustretenden Blütenstände aufgehängt. Um nun die Pflanze mit der Erde in den Töpfen in der angegebenen Lage erhalten zu können, wurde allerfeinste Marlyleinwand angewendet, mit welcher der Topf umhüllt und umwickelt wurde, nachdem die zu untersuchenden Sprossen von *Poa* durch eine in die Leinwand geschnittene Öffnung hindurchgesteckt worden waren. Das Begießen erfolgte durch das im Boden des Topfes befindliche Loch alle zwei bis drei Tage, um ein Faulen der Pflanzen zu vermeiden. Beide Kulturen standen ungefähr einen Monat lang (vom 27. April bis zum 20. Mai 1908) und zeigten, daß die Entwicklung der Blütenstände fast völlig übereinstimmend mit denjenigen Exemplaren vor sich ging, welche in normaler Lage wuchsen, nur mit dem Unterschiede, daß die Spreizung der Achsen am zweiten Stative eine stärkere war als am ersten Stative oder an den Kontrollexemplaren, denn der Spreizungswinkel der Achsen sowohl der ersten als auch der oberen Reihen betrug ungefähr 110—120°, d. h. er war um 20—30° größer, als es normalerweise der Fall ist.

Dieser Umstand gab dem ganzen Blütenstande ein noch lockereres Aussehen; die Ursache dieser Erscheinung erklärte ich mir bis zu einem gewissen Grade dadurch, daß alle Spitzen der Hauptachsen verbunden, d. h. zusammengedrückt und dadurch der Möglichkeit beraubt worden waren, sich weiter entwickeln zu können.

Daß diese Erklärung eine richtige war, bewiesen mir nachher die Kulturen von in normaler Lage wachsenden Exemplaren von derselben Poaart, bei denen die Spitzen der Blütenstände abgeschnitten worden waren.

Auch in diesem Falle spreizten sich die Blütenstände viel stärker, als es gewöhnlich der Fall ist; die Spreizungswinkel der Achsen der ersten und zweiten Ordnung erreichten nicht nur 110 oder 120°, sondern betrugen in vielen Fällen mehr als 130°.

Es ist also diese Erscheinung eine analoge zu dem Faktum, welches z. B. W. Wachter bei *Myriophyllum proserpinacoides* Gill. beobachtete, bei welcher durch Dekapitation Wuchs und damit auch Bewegungsfähigkeit „gesteigert oder von neuem angeregt wird“.¹)

Die oben angeführten Versuche bewiesen also, daß die Schwerkraft keinerlei unmittelbaren Anteil an der Entwicklung und Tätigkeit der Entfaltungspolster nimmt.

Diese Schlußfolgerung wurde durchaus bestätigt durch die weiteren Beobachtungen an *Dactylis glomerata* L., *Dactylis Aschersoniana* Graeb. und einigen anderen Vertretern der Gräser, welche schon in der freien Natur ihre Triebe in schräger Richtung oder sogar horizontal zur Erdoberfläche ausbreiten.

Was *Dactylus* anbetrifft, so wurde einer Anzahl der auf den Gartenbeeten erscheinenden Blütentriebe mit Hilfe von Holzstäben eine horizontale Richtung gegeben, eine andere Anzahl solcher Triebe erhielt eine perpendikuläre Richtung, jedoch mit den Spitzen nach unten gewendet. In diesem letzteren Falle wurde der Trieb vorsichtig nach abwärts gebogen und dann an mehreren Punkten mit Bastfäden an den Holzstäben befestigt.

Die Versuche mit *Dactylis* wurden auch im Laboratorium mit in Töpfe gepflanzten Exemplaren angestellt, die Ausführung dieser Versuche war genau dieselbe, wie bei denjenigen mit *Poa*. Sowohl

---

¹) Wachter, W., Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum proserpinacoides*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46. 1901. p. 431.)

diese wie jene Versuche dauerten ungefähr einen Monat (vom 19. Mai bis zum 14. Juni 1908) und als Resultat ergab sich, wie bereits gesagt, die Bestätigung der an *Poa annua* gemachten Beobachtungen.

Bezüglich des Einflusses des Lichtes wurden der Untersuchung unterworfen: *Poa annua, P. pratensis, P. vivipara* und *Panicum Crus-Galli,* welche ebenso wie *Panicum lineare* und *P. sanguinale,* deren Triebe sich fast horizontal mit der Erdoberfläche ausbreiten, oder diese nur leicht über dieselbe erheben, deutlich die früheren Schlußfolgerungen hinsichtlich der Unabhängigkeit der Entwickelung und Tätigkeit der Entfaltungspolster von der Schwerkraft bestätigten.

Bei allen Versuchen, welche zum Teil im Dunkeln, zum Teil unter farbigen Glasglocken, teils im Zimmer, teils im Freien angestellt wurden, war den Pflanzen die Möglichkeit völlig freier Luftkommunikation vermittelst besonderer weiter Öffnungen an der Basis der Glocken belassen.

In allen Fällen spreizten sich die Blütenstände fast normal, bald ein wenig später, bald ein wenig früher, als bei den daneben, unter farblosen Glasglocken befindlichen Kontrollexemplaren.

Als Beispiel führe ich hier die Beobachtungen über den Verlauf eines dieser Versuche mit *Poa annua* an.

Dieser Versuch der Lichtentziehung der Pflanzen im Moment des Austritts des Blütenstandes aus den Blattscheiden wurde am 8. August 1908 im Dunkelzimmer des Laboratoriums angestellt. Ein Begießen fand nur ziemlich selten statt, um ein Entwickeln von Pilzen zu verhindern. Jeden dritten Tag, während der ganzen Versuchsdauer, wurde die Pflanze einer vergleichenden Betrachtung unterworfen. Am 23. August wurde der Versuch als abgeschlossen betrachtet, denn die Poapflanze entfaltete ihre chlorotischen, schwachen Blütenstände und spreizte, mit Hilfe von sehr gut entwickelten Bewegungspolstern die Seitenachsen vom Hauptstengel beinahe unter einem rechten Winkel.

Am 17. August 1908 wurden zwei Exemplare in genau demselben Entwicklungsstadium wie im vorerwähnten Versuche unter eine rote Glasglocke gebracht. Schon nach Verlauf von 3 Tagen waren durch die Wand der Glasglocke die kurzen, aber kräftig entwickelten, auseinandergespreizten und bereits blühenden Blütenstände sichtbar. Der durch die Tätigkeit von ausgezeichnet entwickelten Entfaltungspolstern hervorgerufene Spreizungswinkel erwies sich nach Abnahme der Glasglocke am 23. August in vielen Fällen bedeutend größer als ein rechter Winkel. Die Winkelmessung ergab Resultate, die in den Grenzen von 115—130° schwankten.

Eine genau ebensolche Spreizung zeigte sich an denjenigen Exemplaren von *Poa,* welche gleichzeitig mit den vorigen unter eine blaue Glasglocke gebracht worden waren. Dieser Versuch dauerte jedoch länger, nämlich bis zum 30. August, und die dem Einflusse des blauen Lichtes unterworfenen Pflanzen zeichneten sich durch ein ungewöhnlich dunkles Grün aller ihrer Triebe aus.

* * *

Bei einer anderen Versuchsserie war die Veranstaltung eine etwas andere, denn anstatt die ganze Pflanze mit einer farbigen Glasglocke zu bedecken, führte ich in hohe und weite, farbige oder mit Ruß geschwärzte Glaszylinder nur einzelne Triebe ein, welche, aus der Blattscheide heraustretend, sich genau ebenso entfalteten, wie es in den vorher beschriebenen Fällen geschah.

Nachdem ich mich auf diese Weise von der vollständigen oder relativen Unabhängigkeit der Entwickelung und Tätigkeit der Polster von den oben erwähnten Agentien überzeugt hatte, schien es mir durchaus notwendig, wenigstens annähernd den Verlauf der Spreizung der Seitenäste erster Ordnung zu bestimmen und zwar sowohl in demjenigen Falle, wenn im Knoten nur eine einzige Achse vorhanden ist, als auch dann, wenn deren mehrere dort vorhanden sind. Zu diesen Untersuchungen wählte ich wiederum *Dactylis, Poa* und *Bromus,* d. h. Pflanzen mit einer verschiedenen Anzahl von seitlichen Blütenästen. Die Pflanzen wurden in Töpfe gepflanzt und im Laboratorium an die während der ganzen Versuchsdauer geöffneten Fenster gestellt, so daß sie sich unter genau denselben Temperaturverhältnissen befanden, wie die im Freien wachsenden Individuen. Die Methode der Bestimmung des Charakters der Bewegung war folgende:

Auf den Töpfen wurden zwei Markierungszeichen in der Entfernung von 90° voneinander angebracht und zwar derartig, daß die durch sie hindurchführenden Ebenen entweder zugleich auch durch die zu untersuchende Achse liefen, oder zum mindesten mit derselben parallel verliefen.

Diese Töpfe wurden auf einen genau gezeichneten und seinerseits in vier Teile geteilten Kreis gestellt, welcher sich in einer bestimmten Entfernung von einer Auerschen Gaslampe befand, welche an ihrem unteren Teile von einer metallischen Spiegelfläche umgeben war, durch welche die Bündel der mehr oder weniger parallelen Lichtstrahlen reflektiert wurden.

Hinter die Pflanze wurde, möglichst nahe an die zu untersuchende Achse, ein Glasschirm gestellt, auf welchen nach Bedarf Streifen von graduiertem Papier geklebt wurden.

Nachdem auf dieses Papier mit möglichster Genauigkeit der Schatten eingezeichnet worden war, welchen der ganze Trieb, oder nur die zu untersuchende Achse auf dasselbe warf, wurde der Topf um 90° gedreht und dieselbe Manipulation wiederholt.

Auf diese Weise wurden jedesmal zwei gegenseitig perpendikuläre Projektionen der Achsen auf das Papier übertragen. Hierzu muß noch bemerkt werden, daß die Lichtquelle unbeweglich festgestellt wurde. Da nun aber auch der Topf denselben, sozusagen dauernd beibehaltenen (d. h. für die Dauer des Versuches) festen Platz inne hatte, so veränderte sich ausschließlich nur der Standort des Schirmes, welcher je nach dem Grade der Spreizung der Achse in der perpendikulären Ebene gerückt werden mußte.

Um nun imstande sein zu können, die Bewegung der Achsen, wenn deren mehrere vorhanden waren, zu verfolgen *(Bromus),* so wurden an den oberen Enden der Ährchen vermittelst Syndetikon Merkzeichen ein wenig unterhalb ihrer abgeschnittenen Spitzen angeklebt. Das Abschneiden der Spitzen der Ährchen bei *Bromus* erwies sich als notwendig, weil die anfänglich dicht zusammengeschlossene Bündel bildenden Achsen mit der fortschreitenden Entwickelung und Aufblühens der Ährchen sich nach den Seiten zu entfalteten und dadurch ein richtiges und genaues Aufzeichnen des Schattens verhinderten.

Außer den an den zu untersuchenden Seitenästen befestigten Merkzeichen wurden auch noch kleine Papierstückchen an dem Hauptstengel befestigt und zwar an der einen Seite unterhalb der Knoten, aus welchen die Seitenäste sich abzweigen und auf der andern Seite oberhalb derselben; es geschah dies zu dem Zwecke, sich zu überzeugen, ob nicht etwa die Achse während der Untersuchungsdauer der Spreizung weiter wächst.

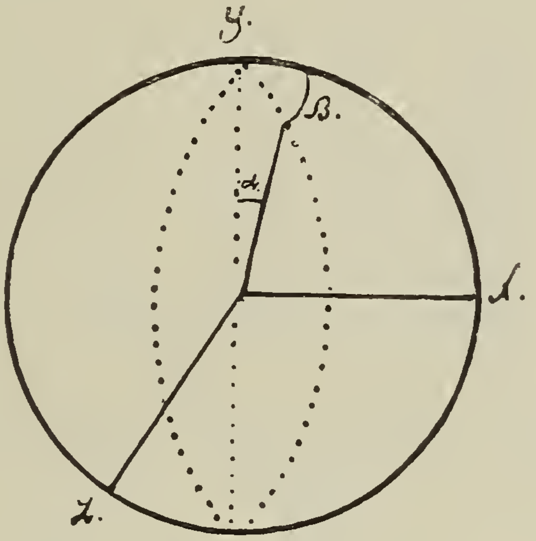


Fig. 2.

Die Länge der Seitenäste wurde bei jeder Aufzeichnung des Schattens durch direkte Zirkelmessung festgestellt.

Schließlich ist noch zu bemerken, daß der Blütentrieb an mehreren mit Tusche bezeichneten Stellen an ein Holzstäbchen befestigt wurde, um Veränderungen in der Lage der Achse zu vermeiden, hervorgerufen durch interzellulares Wachstum der unteren Teile des Triebes, welcher bei der Intensität dieses Prozesses sich unterhalb der Befestigungsstelle des Blütenstandes bogenförmig nach außen krümmte. Aus der Zusammenstellung der auf diese Weise ungefähr alle 24 Stunden aufgezeichneten Stellungen der Achsen ergaben sich für jeden Fall je zwei Kurven, auf Grund deren unter Berücksichtigung von Beobachtungsfehlern sich eine Schlußfolgerung hinsichtlich der Bewegung der Achsen und der Richtung derselben während der Schlußmomente der Spreizung ziehen ließ.

Als Beispiel führe ich hier zwei Beobachtungen *Dactylis* (mit einer Achse am Knoten), eine für *Poa* (je zwei Achsen am Knoten) und eine für *Bromus* an, bei welchem, wie bereits erwähnt, an den unteren Knoten des Blütenstandes normaler Weise je vier Achsen vorhanden zu sein pflegen. Weiter nach oben hinauf haben die Knoten je drei, je zwei oder auch nur je einen Ast.

Zur Bestimmung des Verlaufes der Spreizung der Achse im Raume war es notwendig, die im Laufe der Zeit auftretenden Veränderungen der Winkel α und β zu kennen, von welchen der erstere (α) uns die Stellung des Seitenastes zur vertikalen Achse y, der andere (β) diejenige zur Ebene $x\ y$ angab. (Fig. 2.)

Beide Größen wurden aus den Dreiecken ABC und ADC (Fig. 3) berechnet.

Aus $\triangle\ ADC : AC = \sqrt{x^2 + z^2}$, während aus $\triangle\ ABC : y = AC. \operatorname{cotg} \alpha$; demnach: $y = \sqrt{x^2 + z^2} \cdot \operatorname{cotg}. \alpha$; und $tg\ \alpha = \frac{\sqrt{x^2 + z^2}.}{y}$

Aus $\triangle\ ADC : z = x \,.\, tg\ \beta$; demnach: $tg\ \beta = \frac{z}{y}$.

Aus den Beobachtungen ergaben sich die Größen x, y und z, und aus diesen wurden nach den oben angeführten Formeln die Winkel α und β berechnet.

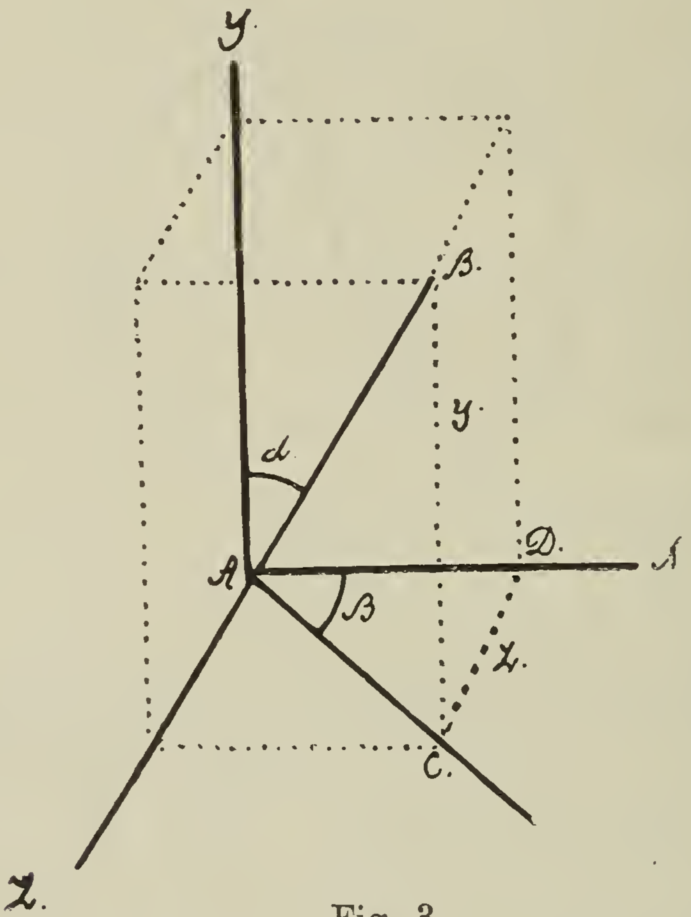


Fig. 3.

Wenn nun die Größen dieser beiden letzteren auf die beiden perpendikulär zueinander stehenden Achsen abgetragen wurden, so ließ sich leicht auf der Ebene die allmähliche Spreizung der Achse darstellen, wobei zu berücksichtigen ist, daß zu einer noch vollkommeneren Vorstellung man sich die Zeichnung als zum Zylinder gerollt denken muß.1)

Der Verlauf der Spreizung der alleruntersten Seitenachse bei Dactylis glomerata.

Die Beobachtung begann am 17. September 1909 und die Messungen wurden, mit Ausnahme des 19. September, täglich zu derselben Zeit, immer aber erst nach Verlauf von zwei Stunden nach dem Begießen der Pflanzen, ausgeführt.

---

1) Die Konstruktion der Kurven verdanke ich dem Ingenieur Herrn Pozryski, welchem ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank dafür ausspreche.

Die Größen x, y und z ergaben sich wie folgt:

Datum	y	x	z
17. Sept.	23 mm	11 mm	1 mm
18. "	7,5 "	27 "	6,5 "
20. "	— 4,0 "	28 "	1,5 "
21. "	— 10,0 "	24 "	1,5 "
22. "	— 13,5 "	27 "	0 "
23. "	— 14,0 "	21 "	— 1,4 "
24. "	— 17,0 "	21,5 "	— 1,0 "
26. "	— 19,5 "	19,0 "	— 2,0 "
28. "	— 19,0 "	16,5 "	0,0 "

Daraus ergeben sich die ∢∢ α und β wie folgt:

Datum	∢ β	∢ α
17. Sept.	5,5°	25,5°
18. "	14°	75,0°
20. "	3°	98°
21. "	4°	112,5°
22. "	0°	116,5°
23. "	— 4°	124,0°
24. "	— 2,5°	128,5°
26. "	— 6,0°	135,0°
28. "	0	139,0°

Die daraufhin konstruierte Kurvenlinie zeigt folgende Gestalt:

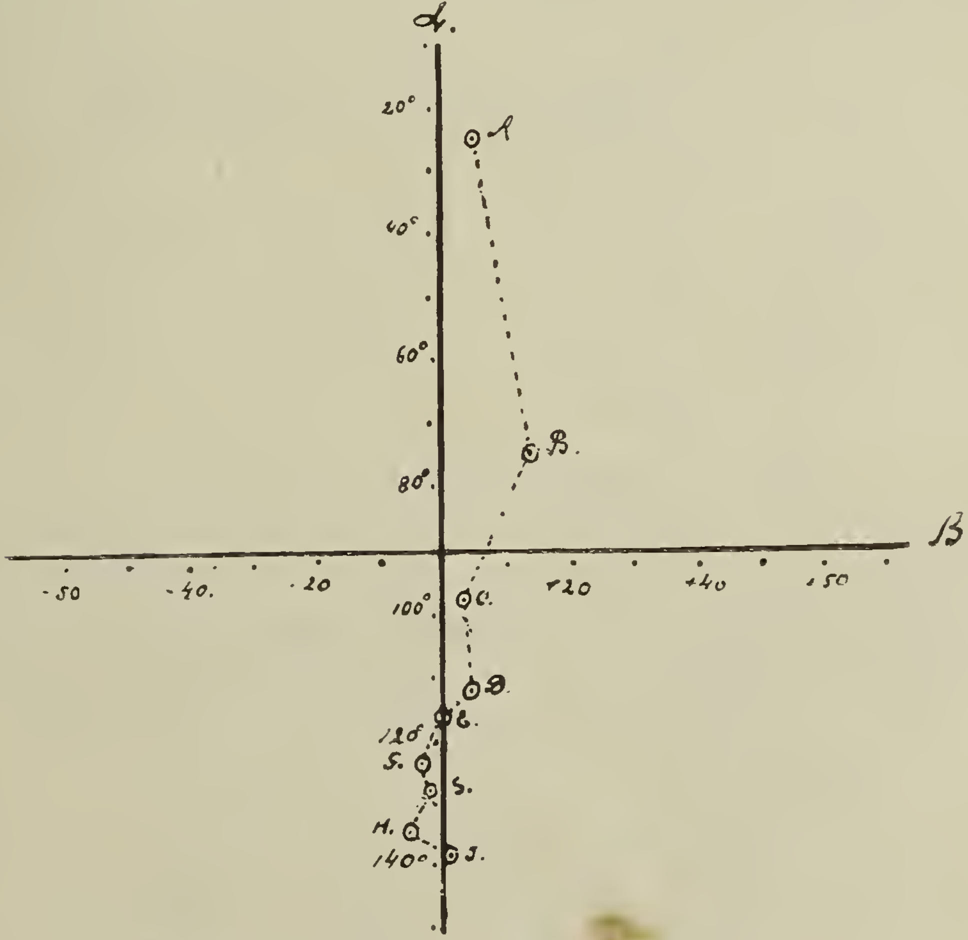


Fig. 4. *Dactylis glomerata.* Ser. 6.

Auf diese Weise ergibt sich, daß ganz zu Anfang die Bewegung der Achse am schnellsten geschieht (Spreizungsfortbewegung vom 17. zum 18. September = 50°) und später die tägliche Spreizung derselben schwächer wird. Außerdem zeigt sich, daß der Ast fortwährend die Ebene der Abwärtsbewegung verändert, bald nach der einen, bald nach der anderen Seite, im Vergleich zu seiner ursprünglichen Lage. In den ersten 24 Stunden bewegt sich die Achse nach unten und, sagen wir, nach links; im Verlauf der folgenden zwei Tage rückte sie nach unten, ging aber zugleich aus der ursprünglichen Lage nach rechts über und verbleibt dann schon, sich immer mehr nach unten senkend, auf dieser Seite, indem sie sich derselben bald nähert, bald weiter von ihr entfernt. (Vergl. den Verlauf des Winkels β.)

Verlauf der Spreizung des zweiten Astes von unten des Blütenstandes von Dactylis glomerata.

Die Beobachtung begann am 19. September 1909; die Einzeichnung geschah nach je 24 Stunden (nach Verlauf von 2 Stunden nach der Begießung der Pflanzen) bis zum 24. September, von da ab fand die Beobachtung nach je zwei Tagen statt bis zum 29. September. Alsdann fing der Ast an sich nach rückwärts zu bewegen.

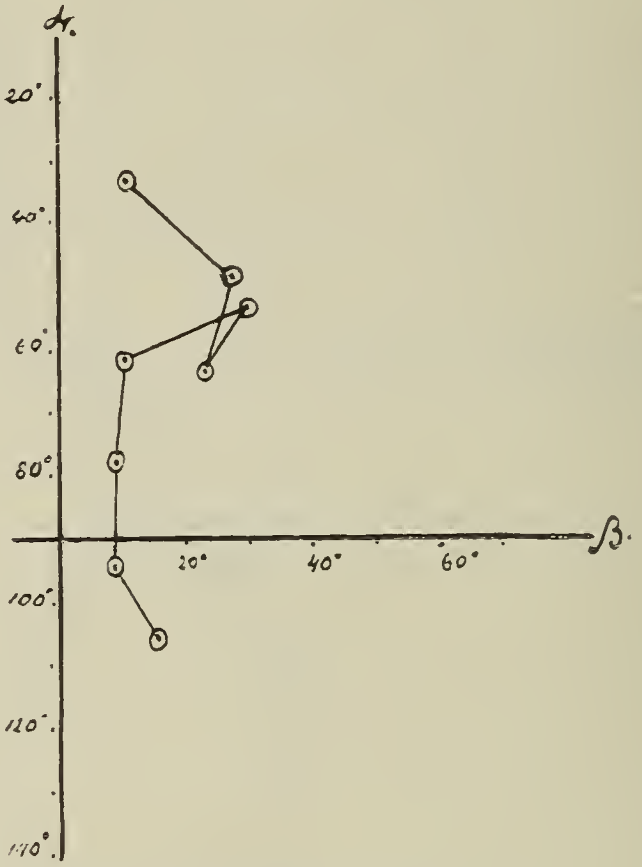


Fig. 5. *Dactylis glomerata.* Ser. c, I.

Datum	y	x	z
19. Sept.	18,5 mm	11,5 mm	4,0 mm
20. „	16,0 „	16,0 „	8,5 „
21. „	12,5 „	18,5 „	8,0 „
22. „	14,0 „	16,5 „	9,5 „
23. „	10,5 „	19,0 „	3,5 „
24. „	4,0 „	19,0 „	3,0 „
26. „	— 1,5 „	19,0 „	3,0 „
28. „	— 5,5 „	18,5 „	5,0 „

Hieraus ergaben die ∢∢ α und β die folgenden Größen:

Datum	∢ β	∢ α
19. Sept.	19°	33°
20. „	28°	48,5°
21. „	23,5°	63,5°
22. „	30°	53,5°
23. „	10,5°	61,5°
24. „	9°	78,5°
26. „	9°	94,5°
28. „	15,5°	106,5°

Die Kurvenlinie der Spreizung zeigte die in Fig. 5 wiedergegebene Gestalt, d. h. sie zeigte wiederum darauf hin, daß bei der Abwärtsbewegung der Seitenast die Ebene dieser Bewegung ändert. Die vom 21. bis zum 22. September beobachtete Aufwärtsbewegung der Achse muß augenscheinlich dem beträchtlichen Verfalle des Turgors des Entfaltungspolsters zugeschrieben werden, der durch nicht näher zu bestimmende Ursachen hervorgerufen wurde.

Verlauf der Spreizung einer der beiden Achsen des unteren Knotens des Blütenstandes von Poa annua.

Die Beobachtung begann am 13. September und wurde abgeschlossen am 17. September, nachdem die Achse keine weitere Abwärtsbewegung mehr zeigte.

Datum	y	x	z
13. Sept.	13,5 mm	3 mm	8,5 mm
14. „	15,5 „	2 „	7,0 „
15. „	13,0 „	8 „	11,0 „
16. „	9,5 „	10,5 „	9,5 „
17. „	8,5 „	10,5 „	10,0 „

Den erhaltenen Resultaten entsprechend, veränderten sich die ∢∢ α und β folgendermaßen:

Datum	∢ β	∢ α
13. Sept.	70,5°	33,5°
14. „	74,5°	25,5°
15. „	54,0°	45,0°
16. „	42,0°	56,0°
17. „	45,0°	59,0°

Die in Figur 6 dargestellte Kurvenlinie zeigte, daß auch hier sich ganz dasselbe wiederholt wie bei *Dactylis glomerata;* der Ast bewegt sich nach abwärts nicht in einer und derselben Ebene und, wie solches zu erwarten war, beeinflußt die Nachbarschaft der andern, mit dem Entfaltungspolster versehenen Achse den der Untersuchung unterworfenen Ast insofern, als die Ebene seiner endgültigen Ruhestellung sehr von der ursprünglichen abweicht (bei *Dactylis* schwankt die Differenz zwischen 5,5°—6,6°, während sie bei *Poa* = 25° beträgt).

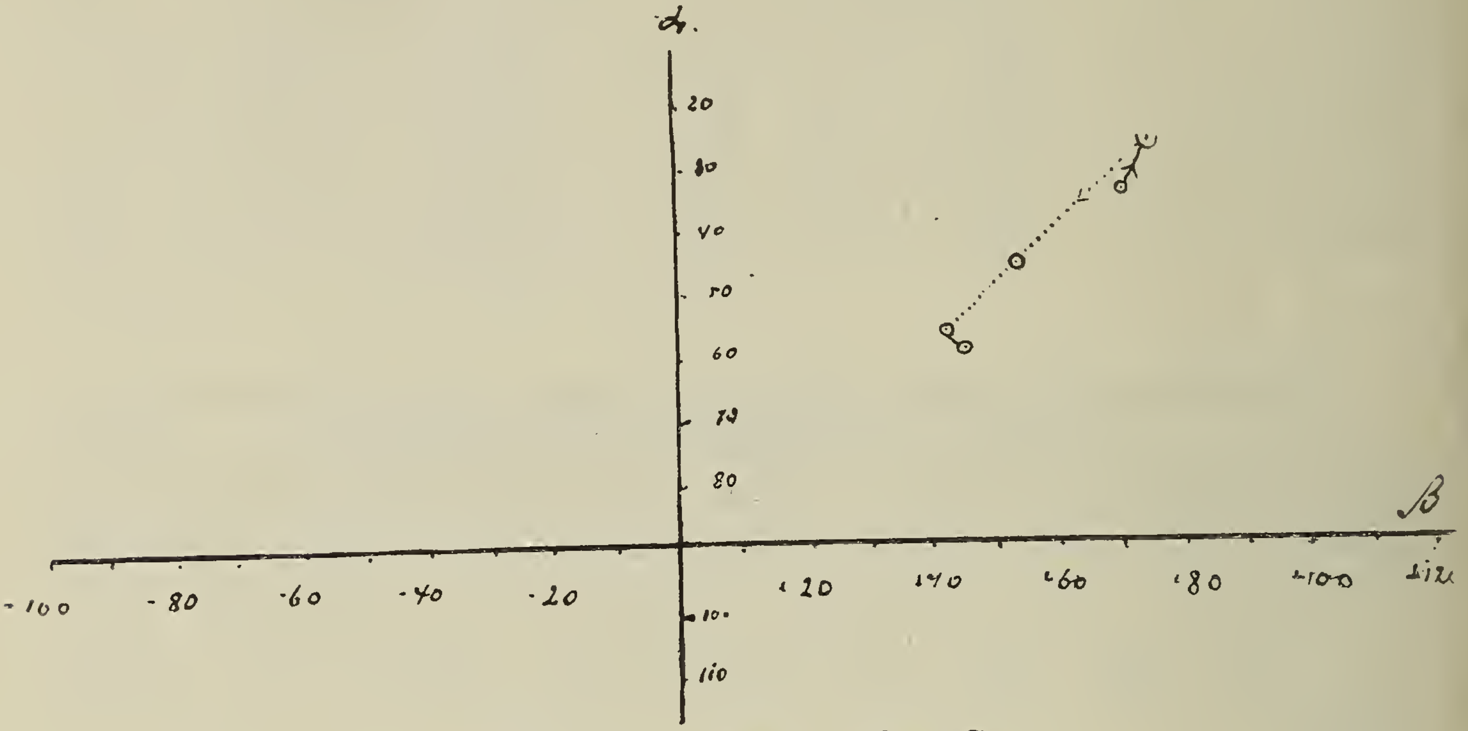


Fig. 6. *Poa annua.* Ser. C.

Verlauf der Spreizung der drei Seitenäste des unteren Knotens im Blütenstande von Bromus lanuginosus.

Die Beobachtung begann am 3. September, wurde beendigt am 15. September. Die Größen x, y und z drücken sich in folgenden Ziffern aus:

Achse *A*.

Datum	y	x	z
3. Sept.	34 mm	14, mm	23,5 mm
6. „	33 „	17,5 „	27,0 „
9. „	30 „	21,5 „	29,5 „
11. „	27 „	25,0 „	34,0 „
13. „	24 „	25,0 „	37,0 „

Achse *B*.

Datum	y	x	z
3. Sept.	27,5 mm	8,0 mm	2,0 mm
6. „	30,0 „	6,0 „	2,0 „
9. „	29,0 „	5,8 „	5,0 „
11. „	27,5 „	6,5 „	7,0 „
13. „	25,0 „	5,0 „	9,0 „
15. „	24,0 „	4,0 „	11,0 „

Achse *C*.

Datum	y	x	z
3. Sept.	15 mm	3,5 mm	14,0 mm
6. „	12 „	7,0 „	16,5 „
9. „	10,5 „	8,5 „	18,5 „
11. „	9,5 „	9,5 „	20,0 „

Hieraus ergibt sich der Verlauf der Veränderungen der $\sphericalangle\sphericalangle$ α und β in folgender Weise:

Achse *A*.

Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
3. Sept.	$+ 59^\circ$	39°
6. „	$+ 57^\circ$	$44{,}5^\circ$
9. „	$+ 54^\circ$	$50{,}5^\circ$
11. „	$+ 54^\circ$	$57{,}0^\circ$
13. „	$+ 56^\circ$	$77{,}5^\circ$

Achse *B*.

Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
3. Sept.	$- 14 + 180 = 166^\circ$	17°
6. „	$- 18{,}5 + 180 = 161{,}5^\circ$	12°
9. „	$- 41{,}0 + 180 = 139^\circ$	15°
11. „	$- 47 + 180 = 133^\circ$	19°
13. „	$- 61 + 180 = 119^\circ$	$22{,}5^\circ$
15. „	$- 70 + 180 = 110^\circ$	$26{,}0^\circ$

Achse *C*.

Datum	$\sphericalangle \beta$	$\sphericalangle \alpha$
3. Sept.	$76 - 180 = - 104^\circ$	44°
6. „	$67 - 180 = - 113^\circ$	56°
9. „	$65 - 180 = - 115^\circ$	63°
11. „	$65 - 180 = - 115^\circ$	67°

Mit einem Worte, es zeigt sich, wie aus den auf der Ebene konstruierten Kurvenlinien ersichtlich ist (Fig. 7), daß die Achse *A*, als mittlere, zur Zeit der Abwärtsbewegung kaum merklich die Ebene dieser Bewegung verändert; Achse *C* rückt, sagen wir, seitlich nach rechts um 11°, während der Ast *B* sich nur wenig nach abwärts bewegt, dafür aber stark nach links abweicht. Die Differenz der Winkel β beträgt, wenn wir die anfängliche und die endgültige Lage der Achse *B* vergleichen, $= 56^\circ$. Hierbei ist zu bemerken, daß die Achse *B* in den ersten 24 Stunden sich um $4{,}5^\circ$ nach aufwärts bewegte, während sich zu gleicher Zeit die Achsen *A* und *C* nach unten senkten.

* * *

Als Resultat gelangen wir zu der Schlußfolgerung, daß die Blütenäste der Gräser bei ihrer in größerem oder geringerem Maße stattfindenden Abwärtsbewegung von Tag zu Tag die Ebene dieser

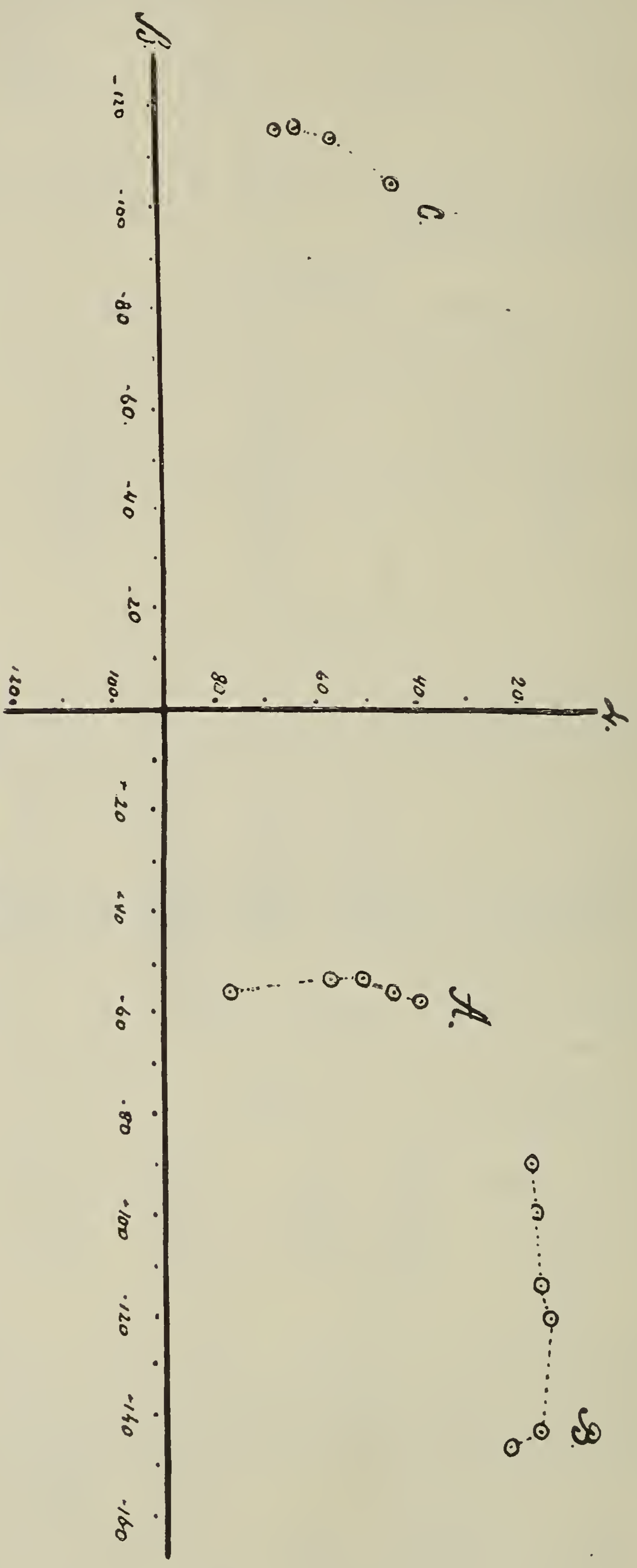


Fig. 7. *Bromus lanuginosus.* Ser. b.

Bewegung verändern, d. h. die Blütenstände entfalten ihre Achsen zickzackartig.

Die an die Äste angeklebten Merkzeichen gestatteten zugleich auch, darauf zu achten, ob nicht bei den sich spreizenden Achsen irgend welche deutlicher bestimmbare Torsionserscheinungen auftreten.

Bei *Dactylis* und *Poa* gelang es mir nicht, solche deutlich zu konstatieren, obgleich gewisse leichte Andeutungen hierzu bei ihnen vorhanden sind; dagegen ergab die Untersuchung von *Bromus,* daß hier die Äste bei ihrer Abwärtsbewegung Torsionserscheinungen zeigen, und zwar sind dieselben besonders stark abhängig von den Turgorschwankungen, denn die Drehungen traten mit ungewöhnlicher Deutlichkeit bei aufeinanderfolgendem Austrocknen und Begießen der Pflanzen auf.

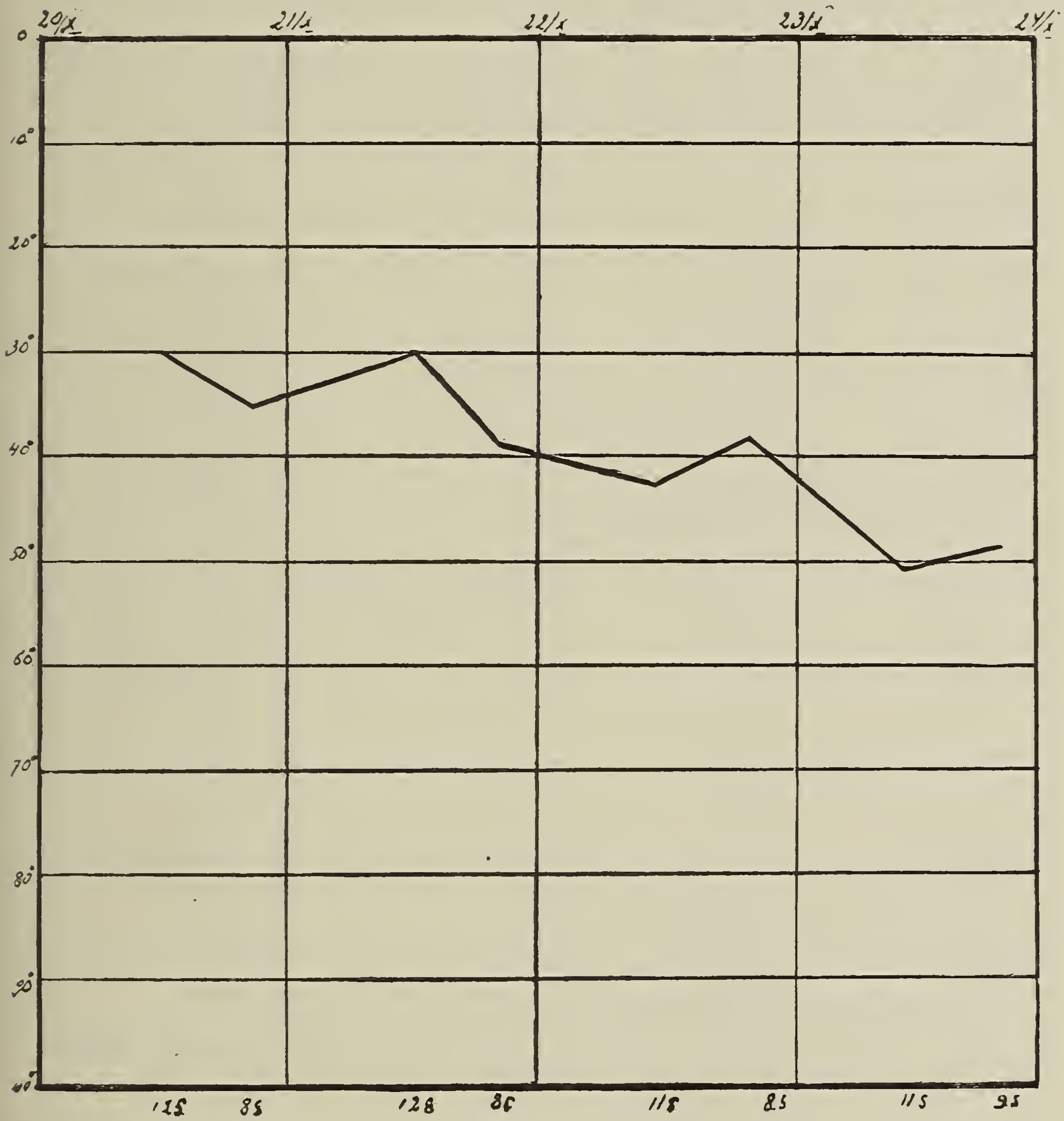


Fig. 8.

Dadurch werden die Annahmen Schwendeners bestätigt, welcher in seiner bekannten Abhandlung über *Mimosa pudica* auf die theoretische Möglichkeit hinweist vom Vorhandensein einer Rotation der Organe um ihre Achse, sogar in solchen Fällen, wenn das ihre Struktur bildende Zellgewebe keine „schraubenlinig verlaufende Reihen bildet, sondern wenn das Parenchym Longitudinalreihen aufweist".[1])

Die gänzliche Unabhängigkeit der Entwicklung der Bewegungspolster vom Lichte wies schon a priori auf die Möglichkeit der Abwesenheit von nyktinastischen Bewegungen hin, was auch vollständig durch die an den Achsen verschiedener Gräser angestellten Versuche bestätigt wurde.

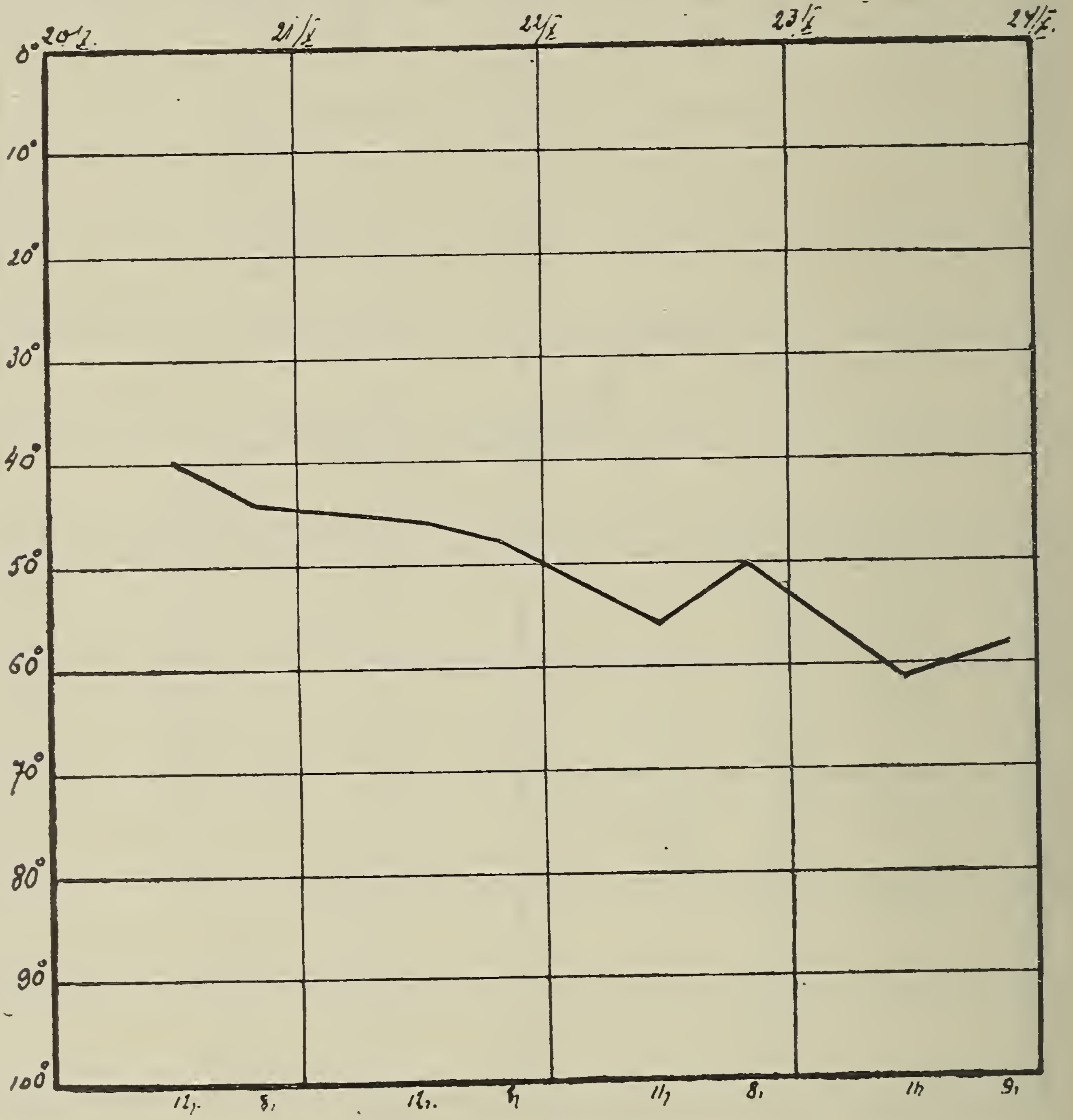


Fig. 9.

Die Untersuchung an *Bromus lanuginosus* ergab, daß die Lage der Achsen am Tage und abends schwanken kann, jedoch nicht in einem bestimmten Sinne, sondern bald nach dieser, bald nach jener Seite; mit anderen Worten: die Achsen bewegten sich abends bald nach oben, bald nach unten.

So waren zum Beispiel am 20. Oktober 1909 mittags die Achsen des dritten Knotens von unten des Blütentriebes in folgender Weise von der Hauptachse abgespreizt: Achse *A* um 30°,

---

[1]) Schwendener, l. c. p. 29.

Achse *B* um 40°; abends zwischen 8 und 9 Uhr betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 34°, bei Achse *B* 44°; am 21. Oktober 1909 mittags um 12 Uhr betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 30°, bei Achse *B* 46°; um 8 Uhr abends betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 38°, bei Achse *B* 48°.

Dagegen am 22. Oktober 1909 um 11 Uhr vormittags betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 42°, bei Achse *B* 56°, und um 8 Uhr abends bei Achse *A* 38°, bei Achse *B* 50°.

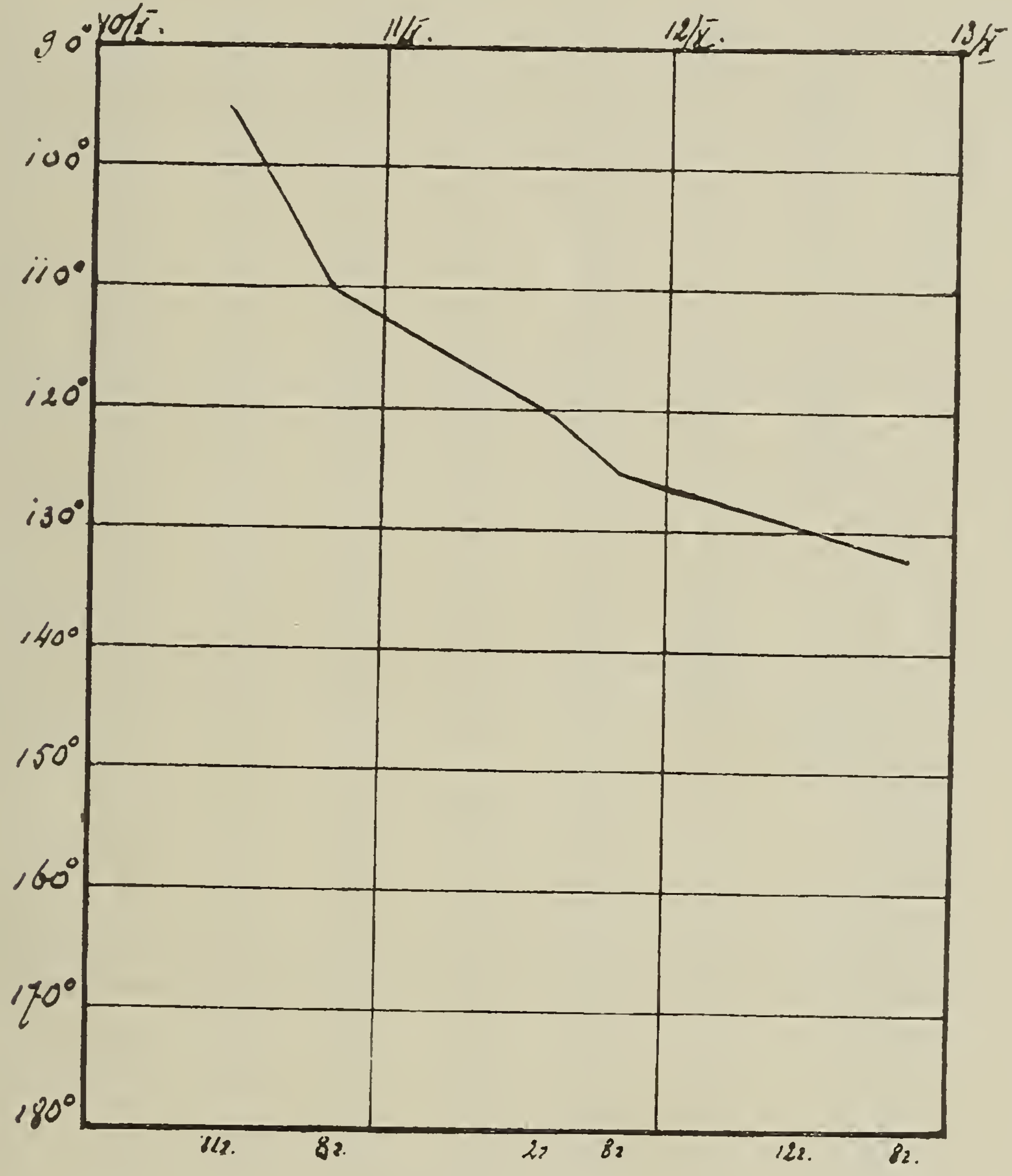


Fig. 10.

Am 23. Oktober 1909 um 11 Uhr vormittags betrug der Spreizungswinkel bei Achse *A* 50°, bei Achse *B* 61°, und abends um 9 Uhr bei Achse *A* 48°, bei Achse *B* 58°.

Ganz ähnliche, sozusagen Vor- und Rückwärtsneigungen wurden auch an den Achsen der unteren Knoten beobachtet.

Etwas anders verhielt sich die Sache bei *Poa trivialis* oder *Dactylis glomerata.* Bei dieser letztgenannten Graminee zum Beispiel betrug der Spreizungswinkel der unteren Achse am 10. Oktober 1909 um 11 Uhr vormittags 95°, am Abend desselben Tages 110°; am folgenden Tage um 2 Uhr nachmittags 120°, abends um 8 Uhr 125°; am 12. Oktober um 12 Uhr mittags 130°, abends 128°; mit anderen Worten: die Achse neigt sich, ohne jegliche

Rückwärtsbewegungen, sowohl am Tage wie auch des Nachts stets nach abwärts.

Bei *Poa* betrug der Spreizungswinkel am 18. Oktober 1909 mittags bei Achse *A* 85°, bei Achse *B* 87°; um 8 Uhr abends des-

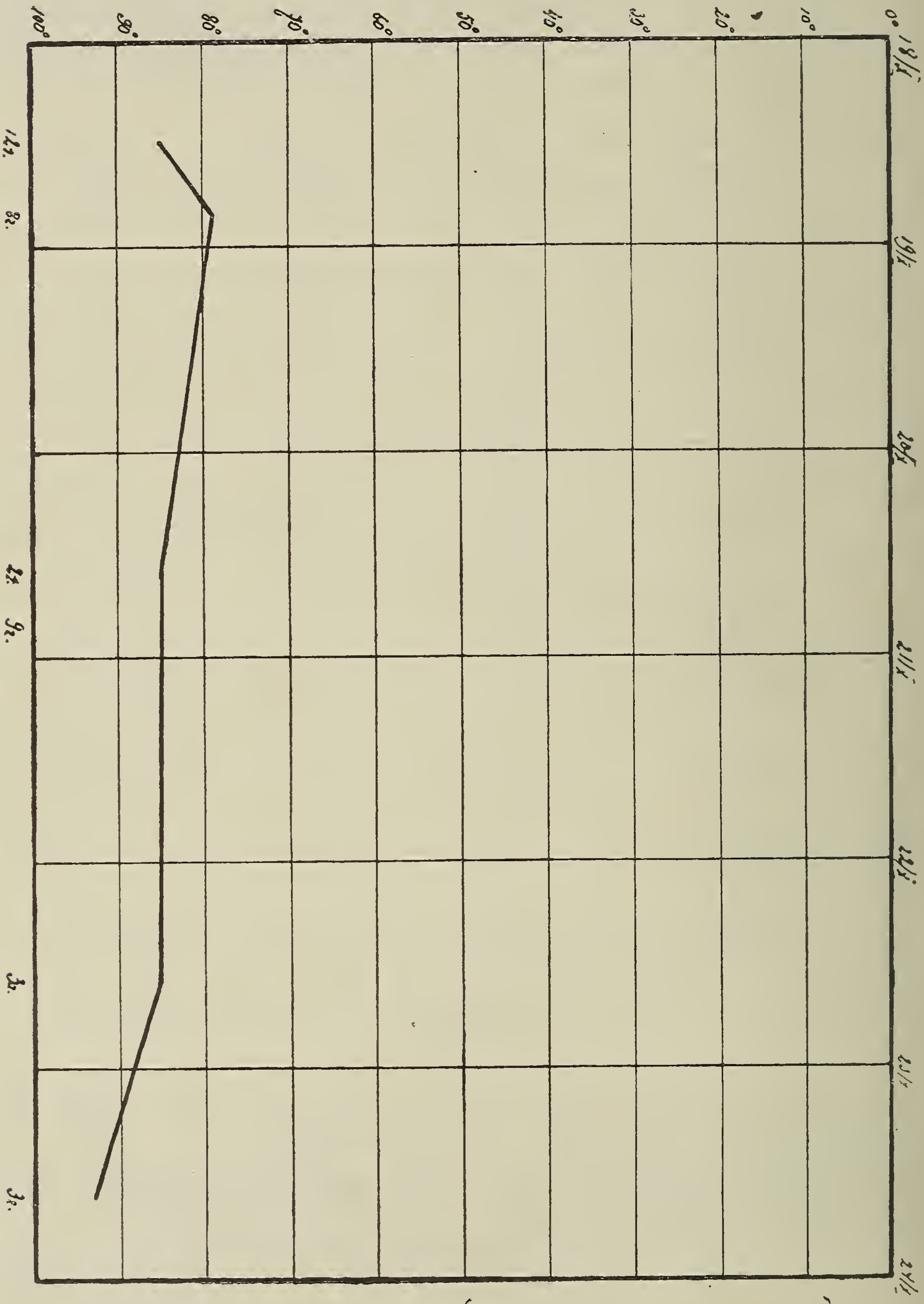


Fig. 11.

selben Tages bei Achse *A* 79°, bei Achse *B* 80°; nach zwei Tagen, d. i. am 20. Oktober um 2 Uhr nachmittags, betrug der Spreizungswinkel wiederum bei Achse *A* 85°, bei Achse *B* 87°; abends um 9 Uhr bei Achse *A* 85°, bei Achse *B* 65°.

Am 20. Oktober nachmittags gegen 3 Uhr befand sich die Achse *A* immer noch in derselben Lage; die Achse *B* hatte sich um 88° von der Hauptachse entfernt; am 23. Oktober um 3 Uhr nachmittags waren beide Achsen um 93° abgespreizt, und von diesem Moment fingen sie wieder an, sich ein wenig zurück zu bewegen.

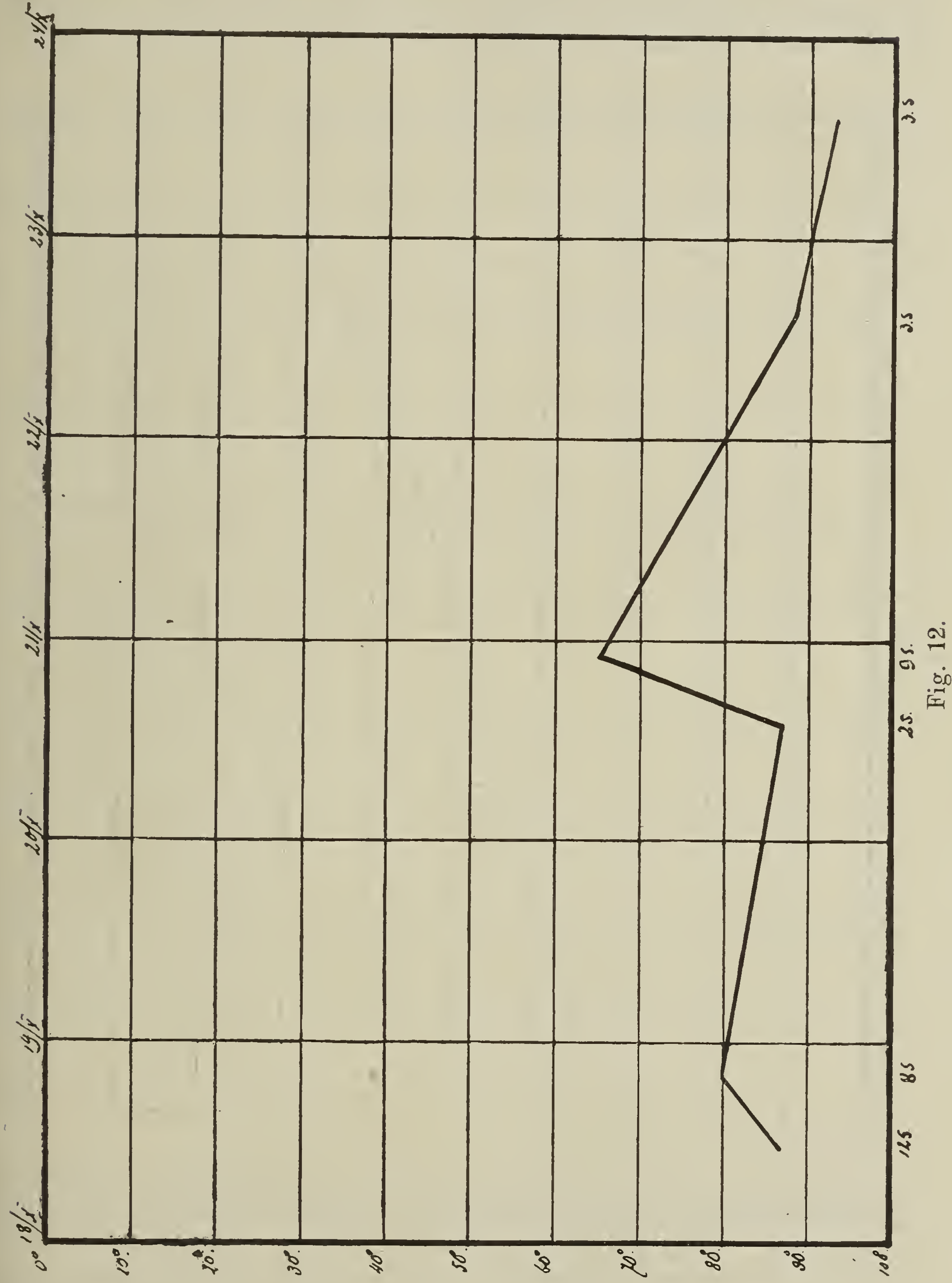


Fig. 12.

Indem ich zu größerer Deutlichkeit die Sache durch Kurvenlinien darstelle, so ergibt sich für die Achse *A* bei *Bromus lanuginosus* die Figur 8; für Achse *B* Figur 9. Für *Dactylis glo-*

merata ist die betreffende Kurve in Figur 10, und für *Poa trivialis* die Bewegung der Achse *A* in Figur 11, die Schwankung der Achse *B* in Figur 12 dargestellt.

Daß diese Schwankungen durch den Turgor, in alleiniger Abhängigkeit von der Verdunstung, verursacht wurden, war schon an und für sich zweifellos klar und es war sehr leicht, dieses Faktum zu bestätigen, wenn die Pflanzen nicht nur einmal, wie solches bei den vorerwähnten Versuchen geschah, begossen wurden (eine Stunde vor Beginn der täglichen Messungen), sondern zweimal, d. h. auch vor den abendlichen Messungen (gegen 5 oder 6 Uhr abends), oder aber wenn die Pflanzen nach dem täglichen Begießen mit Glasglocken bedeckt wurden.

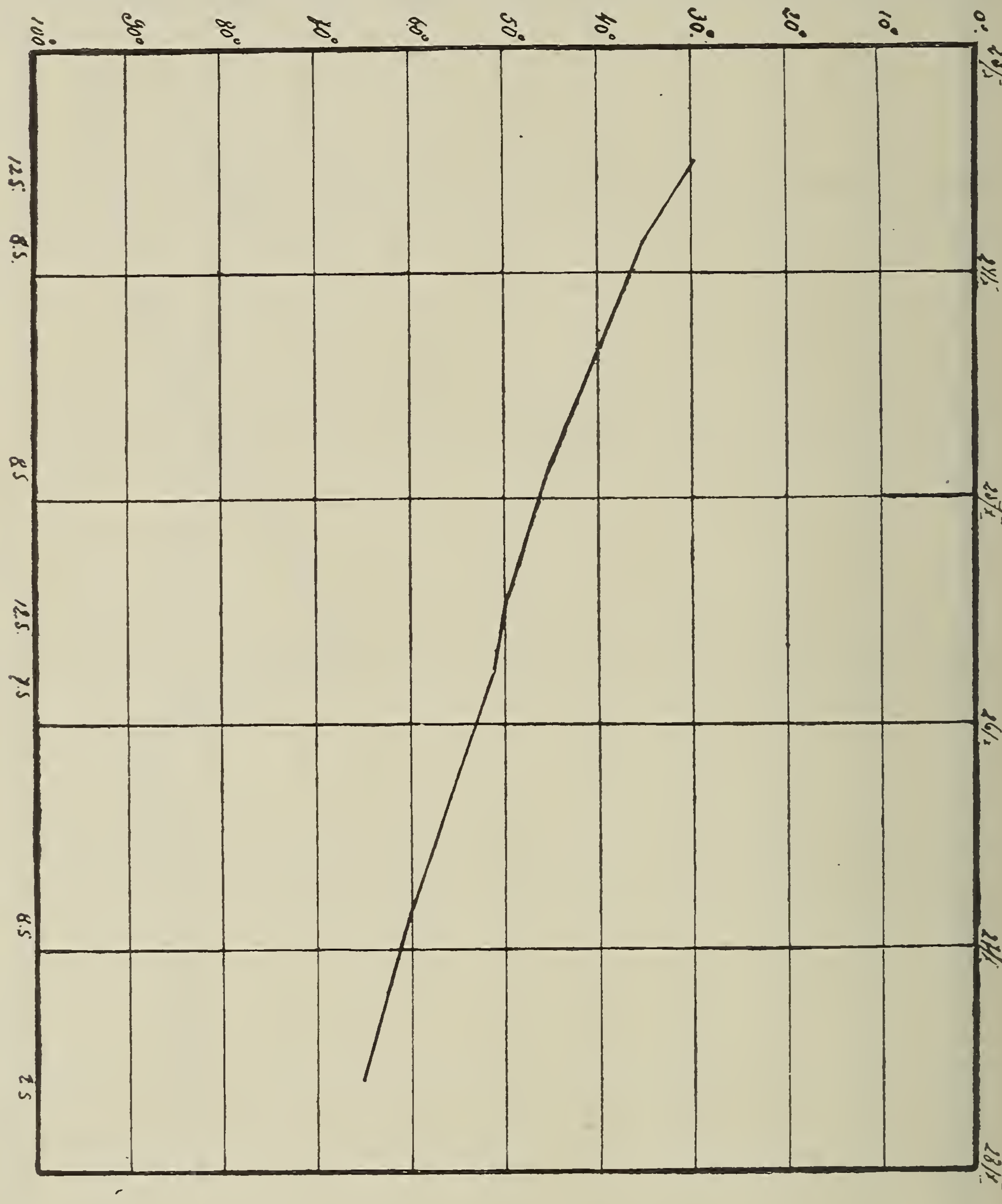


Fig. 13.

Alsdann ergab sich für denselben *Bromus* z. B., welcher unter den oben erwähnten Bedingungen die Kurve in Figur 8 oder 9 zeigte, eine Kurvenlinie, die dem in Figur 13 dargestellten Schema entsprach (eine von den vier Achsen des zweiten Knotens), oder die Kurve Figur 14 (eine der drei Achsen des vierten Knotens).

Was für einen außerordentlichen Unterschied in der Lage der

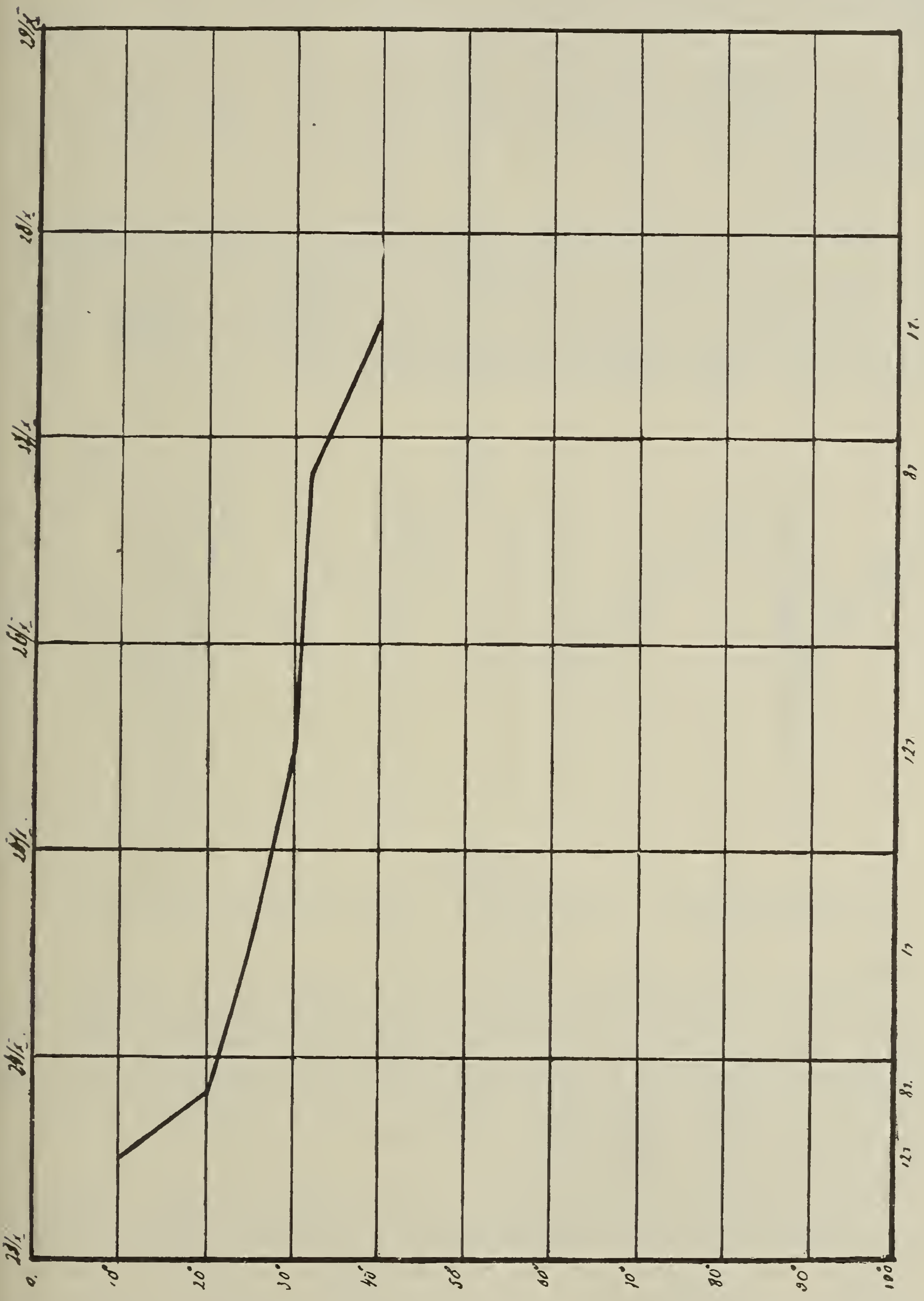


Fig. 14.

Seitenachse das Fallen oder Steigen des Turgors des Polsters hervorrufen kann, zeigt z. B. der folgende einfache Versuch:

Eines der Exemplare von *Bromus lanuginosus* wurde zwei Tage lang nicht begossen. Die mittlere Achse des Knotenkomplexes, welche vor Beginn des Versuches sich auf 70° geneigt hatte, bewegte sich innerhalb dieser zwei Tage bis auf eine Entfernung von

40° von der Hauptachse zurück. Als aber die Pflanze reichlich begossen worden war, trat sofort eine Spreizung der Achse ein, welche nach einigen Stunden aufmerksamer Beobachtung eine vollständige Rückkehr in ihre ursprüngliche Lage konstatieren ließ, d. h. sie führte eine Raumbewegung von 30° aus. In der ersten Stunde nach dem Begießen betrug der Abstand der Achse vom Hauptstengel 52°, nach Verlauf von zwei Stunden 57°, nach vier Stunden 65°, und nach Verlauf von fünf Stunden blieb sie in einer Distanz von 70° stehen.

Diese eben angeführten Fakta zeigten bereits deutlich den Weg an, auf welchem die Hauptquelle derjenigen Kräfte zu suchen war, durch deren Hülfe die Achsen in Bewegung gesetzt werden und diejenigen Lagerungen im Raume einnehmen, welche ihnen während der Blüteperiode charakteristisch sind.

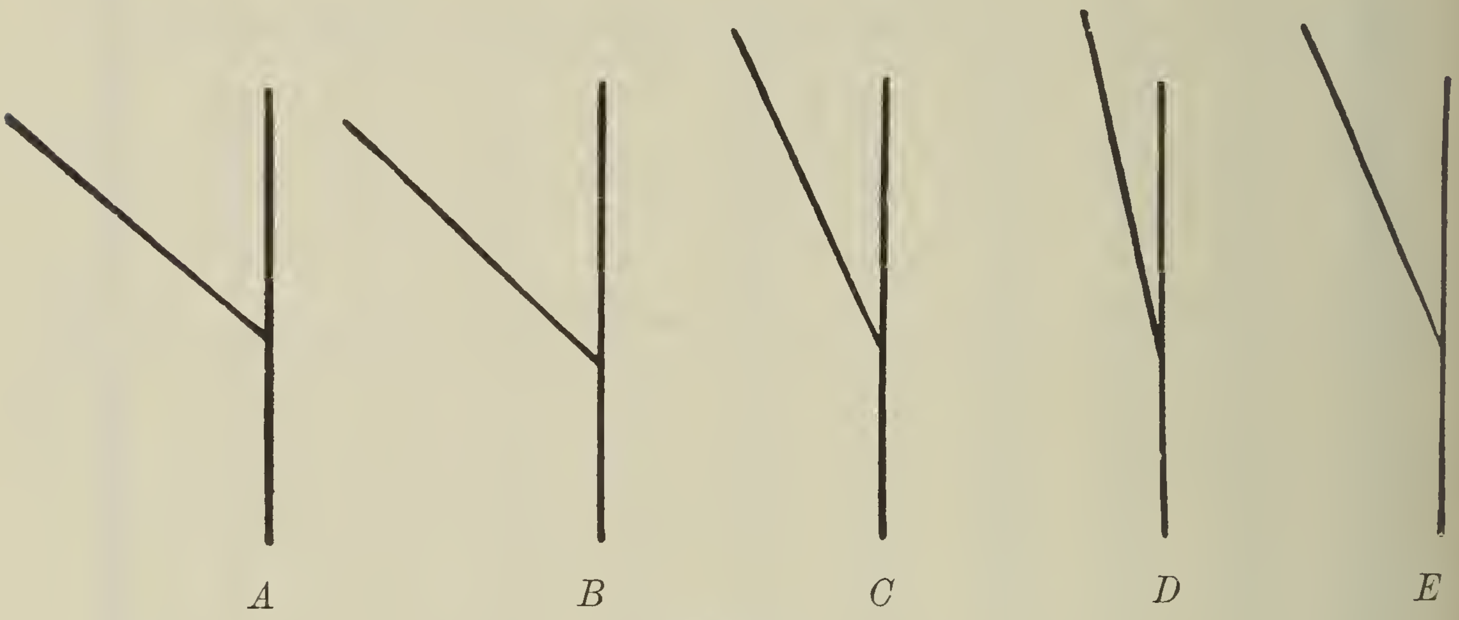


Fig. 15.

A Frisches Material. *B* Alc. abs. I. *C* H_2O (1 St.). *D* H_2O (19 St.). *E* Alc. abs. II.

Auf der einen Seite spielt augenscheinlich der Turgor der Polster die Hauptrolle hierbei, andererseits aber bleibt auch ihr Wachstumsprozeß, wie z. B. aus den eben angeführten Beobachtungen hervorgeht, nicht ohne Einfluß auf die Lage der Achsen, denn er setzt dem durch Austrocknen der Pflanzen verursachten Zusammenschließen der Äste eine Grenze.

Zur genaueren Aufklärung der Rolle dieser beiden Agentien und deren gegenseitigen Beziehungen zueinander wurden mehrere Vertreter der Gräser mit verschiedenartigen Gelenkpolstern ausgewählt. Die Blütenstände wurden derartig in Teile geschnitten, daß an beiden Seiten des Knotens große Stücke der Internodien, sowohl der Haupt- als auch der Seitenachsen daran sitzen blieben. Dann wurden in hohen Petri-Schalen Beobachtungen über die Veränderungen der gegenseitigen Beziehungen der Äste unter der Einwirkung von Wasser, Alkohol und zehnprozentiger Salpeterlösung, — welche aus dem Gefäße je nach Notwendigkeit vorsichtig durch die

Pipette[1]) entfernt wurden, — auf die zu untersuchenden Abschnitte angestellt. Es wurde z. B. von *Hierochloa odorata* Wahlbg. (aus der Gruppe der *Phalarideae*) ein unterer Knoten mit einem seiner Äste (Fig. 15, *A*) abgeschnitten und zunächst in absoluten Alkohol gebracht. Die Lage der Achsen veränderte sich unter diesen Bedingungen fast gar nicht. (Fig. 15, *B*.)

Derselbe Abschnitt aber brachte, nachdem er hierauf in reines Wasser überführt worden war, nach Verlauf von einer Stunde die Seitenachse in eine Stellung, wie sie Fig. 15, *C* zeigt, und behielt dieselbe später, nach Verlauf von 19 Stunden, endgültig in der auf Figur 15, *D* dargestellten Lage bei. Bei der Rückführung in absoluten Alkohol wurde der Seitenast wieder zurückbewegt. (Fig. 15, *E*.) Ein anderer Abschnitt von einem ebensolchen unteren Knoten, an welchem beide Seitenachsen belassen wurden, zeigte anfänglich eine solche Stellung, wie sie Figur 16, *A* darstellt. Im Alkohol näherten sich beide Achsen ein wenig untereinander als auch nach der Hauptachse zu (Fig. 16, *B*), im Wasser aber blieben sie schon nach Verlauf von 2½ Stunden in der in Figur 16, *C* dargestellten Lage stehen.

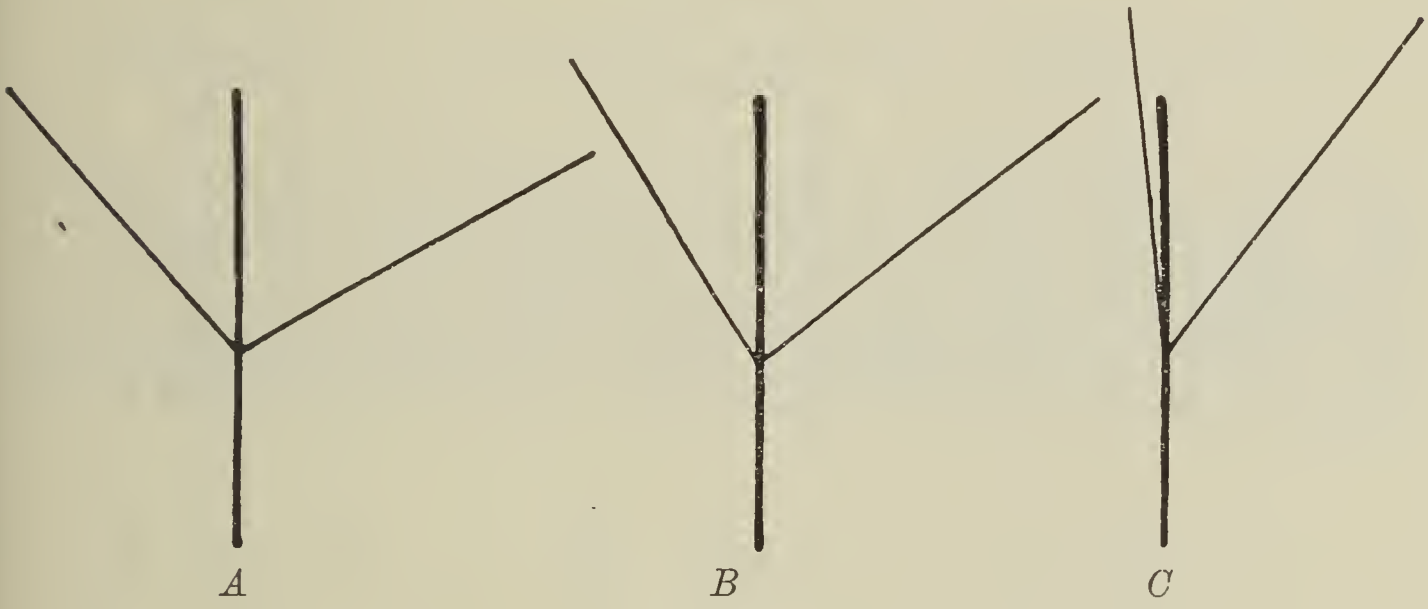


Fig. 16.
A Frisches Material. *B* In Alc. abs. *C* In H_2O.

Was die oberen Knoten anbetrifft, so zeigen diese mehr oder weniger dieselben Beziehungen als die tiefer gelegenen. In Wasser gebrachte Abschnitte spreizten ihre Achsen um 10° mehr als vorher auseinander (Fig. 17 und 18, *B*), in Alkohol gelegte näherten dieselben einander (Fig. 17 und 18, *C*), und abermals in Wasser gelegte falteten sich noch mehr zusammen. (Der Spreizungswinkel betrug 33°.) (Fig. 17, *D*.)

Ganz ebenso verhielt sich auch *Poa alpina* L. var. *vivipara*. Der abgeschnittene und ins Wasser gelegte Knoten (mit großen Internodienstücken an beiden Seiten) spreizte die Seitenachse ab und gab ihr eine auf Figur 19, *A* dargestellte Lage; der Spreizungswinkel betrug 43°.

---

[1]) Die zu beobachtende Achse wurde in der bestimmten Lage mit Hülfe von Metallblöcken befestigt, durch welche die Abschnittsenden des Haupthalmes angedrückt wurden.

Dasselbe Stück, in absoluten Alkohol überführt, zog die Seitenachse an den Hauptstengel heran (Spreizungswinkel 28°, Fig. 19, *B*), und als es darauf wieder in Wasser zurückgebracht wurde, spreizte sich die Achse nicht ab, sondern sie bewegte sich noch näher der Hauptachse zu (Fig. 19, *C*; Spreizungswinkel 19°).

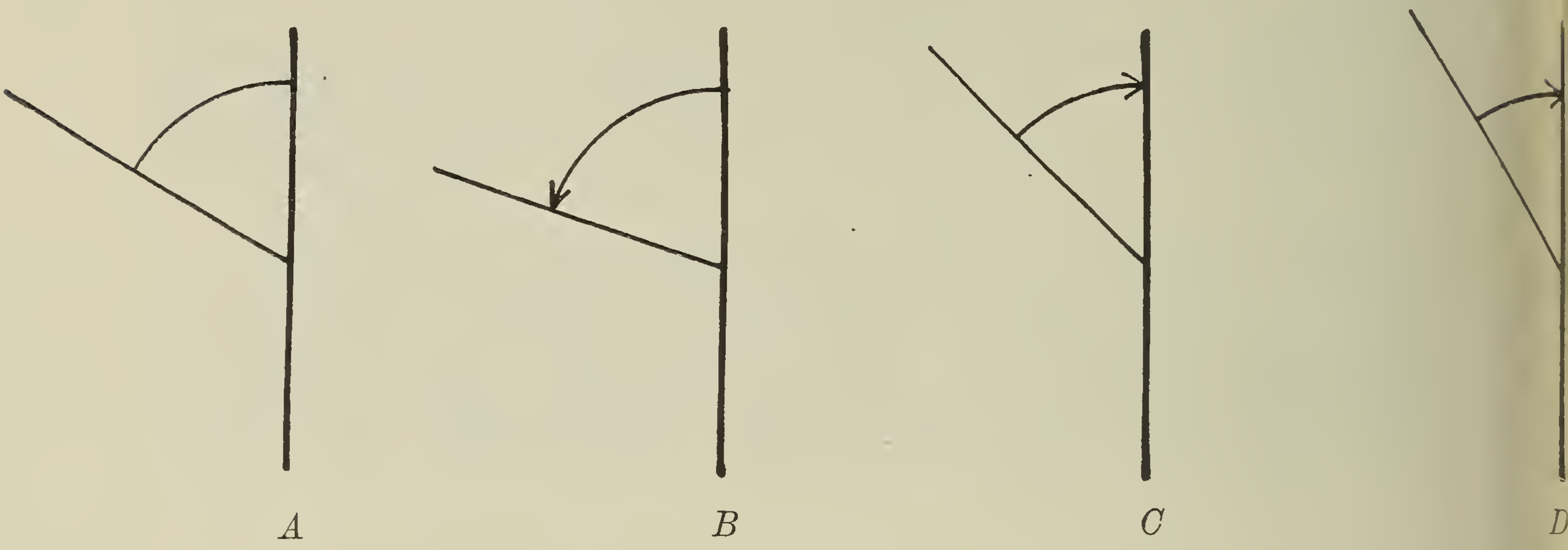


Fig. 17.
A Frisches Material. *B* In H_2O. *C* In Alc. abs. *D* In H_2O II.

Genau dasselbe konnte beobachtet werden, wenn an dem Knoten anstatt einer Seitenachse deren zwei belassen wurden. In Wasser fand zuerst deren Auseinanderspreizung statt (Fig. 20, *A*), in Alkohol eine Zusammenschließung (Fig. 20, *B*), und abermals in Wasser gebracht, zeigten die Äste die in Figur 20, C dargestellte Lage.

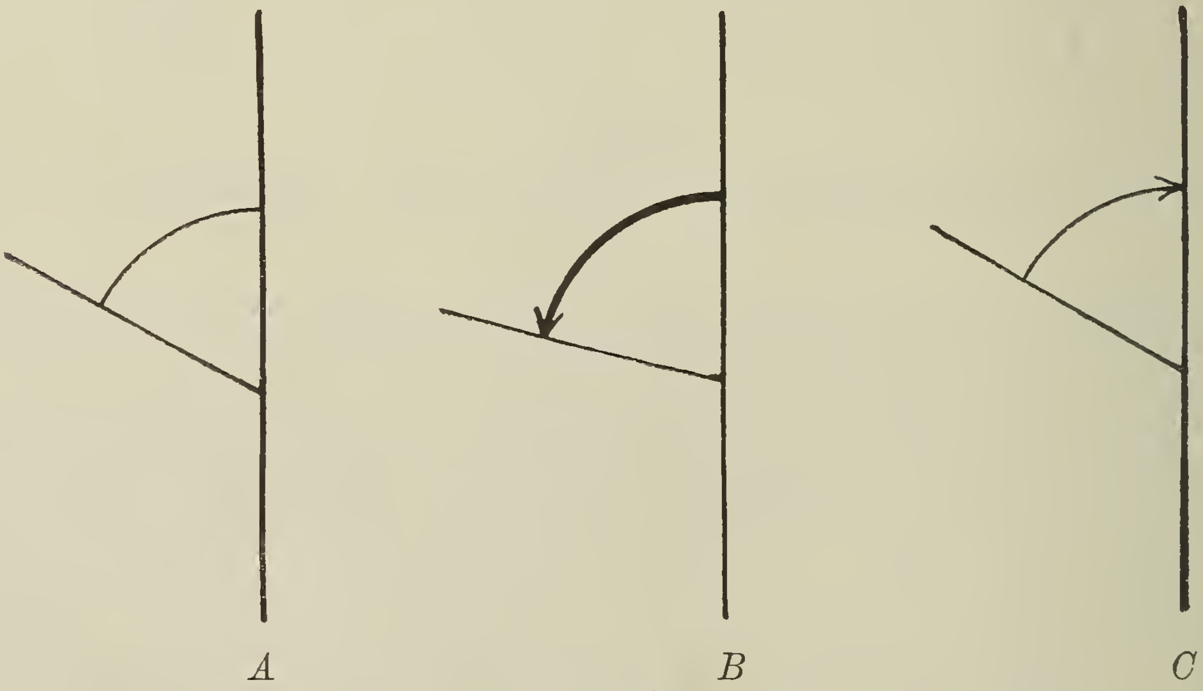


Fig. 18.
A Frisches Material. *B* In H_2O. *C* In Alc. abs.

Wie wir sehen, verhält sich also *Poa vivipara* im allgemeinen in Bezug auf die angewandten Reaktive genau ebenso wie *Hierochloa odorata.*

Die mikroskopischen Beobachtungen an der erstgenannten Graminee ergaben folgendes: Die natürlich ziemlich dicken Quer- und Längsschnitte der Polster zeigten, in Alkohol gebracht, zusammengeschrumpfte Zellen (Fig. 21, *A*); bei hierauf vorgenommener allmählicher Ersetzung des Alkohols durch Wasser schwellen die Zellen auf (Fig. 21, *B*); bei umgekehrter Einwirkung des Alkohols aber zeigen sie, sogar nach Verlauf einer Stunde oder noch länger, entweder durchaus gar keine, oder doch nur höchst geringfügige Veränderungen. (Fig. 21, *B*, punktierte Linie.)

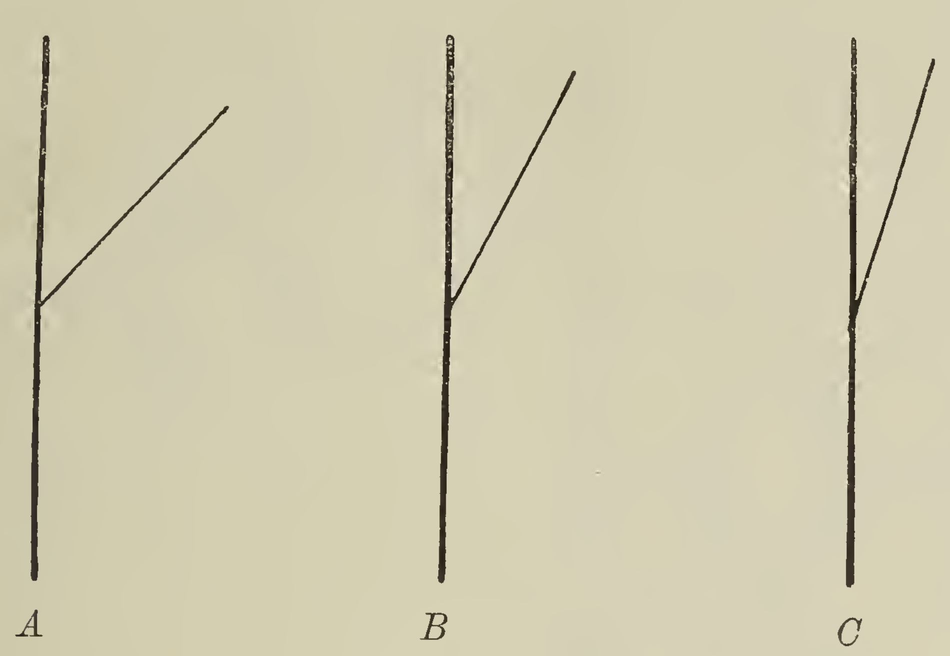


Fig. 19.

A In Wasser I. *B* In Alc. abs. *C* In H_2O II.

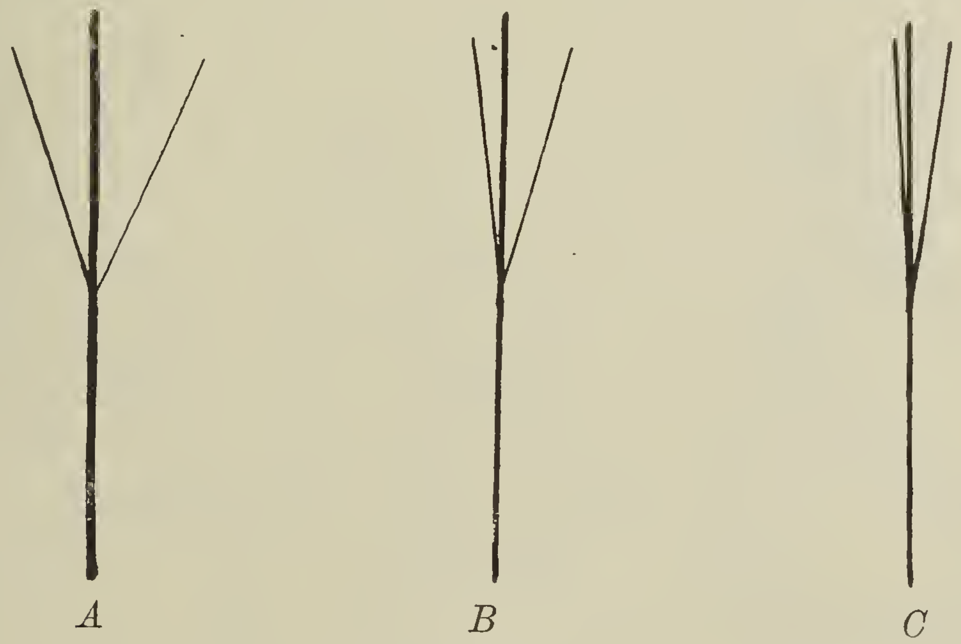


Fig. 20.

A In H_2O I. *B* In Alc. abs. *C* In H_2O II.

Wenn die erstmalige Einwirkung des Alkohols keine plötzliche, sondern eine allmähliche war, so zeigten die Zellen ein weniger zusammengeschrumpftes Aussehen, und wenn sie dann wieder in Wasser überführt wurden, so veränderten sie sogar nach Verlauf von 3 Stunden ihre Form nicht im geringsten.

Anders verhielt sich die Sache bei *Milium effusum* L. und *Anthoxanthum odoratum* L.

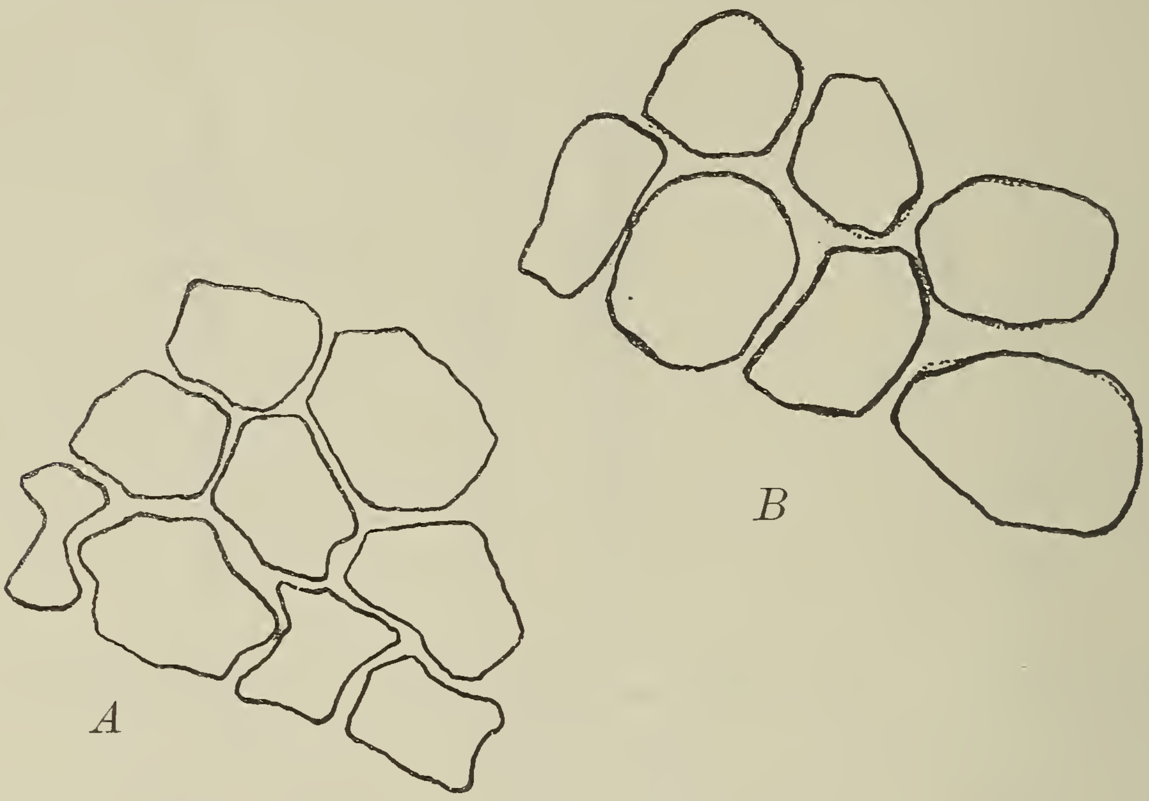


Fig. 21. Gez. mit Obj. Leitz No. 6 und Oc. No. 3.

Frische Blütenstände der erstgenannten Art spreizten ihre Äste im Wasser (Fig. 22, *B*), im Alkohol schlossen sie sich zusammen (Fig. 22, C).

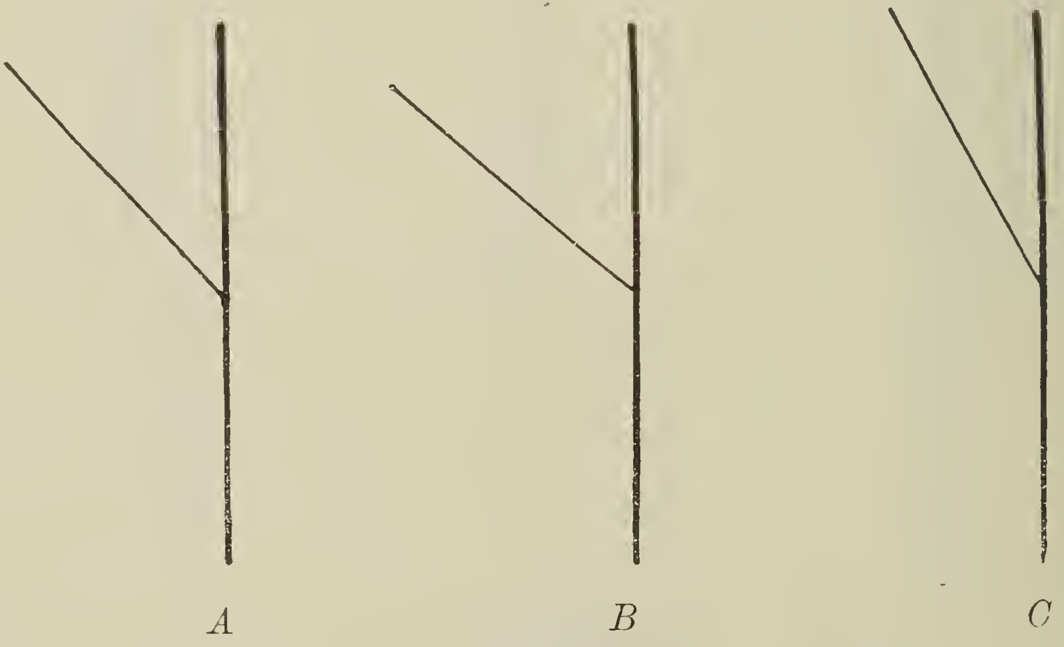


Fig. 22.

A Frisches Material. *B* In H_2O. *C* In Alc. abs.

Frische, in Alkohol gelegte Äste schlossen sich zusammen, spreizten sich jedoch bei der Überführung in Wasser wieder auseinander (Fig. 23). Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Zellen in Wasser aufschwellen (Fig. 24, *A*), in Alkohol zusammenschrumpfen (Fig. 24, *B*); aber bei ihrer Überführung in

Wasser offenbaren sich wiederum gewisse Veränderungen in Bezug auf ihre Form, Lagerung und Dicke der Wände. (Fig. 24, *C*: die volle Linie stellt den Querschnitt in Alkohol, die punktierte den Querschnitt in Wasser dar.)

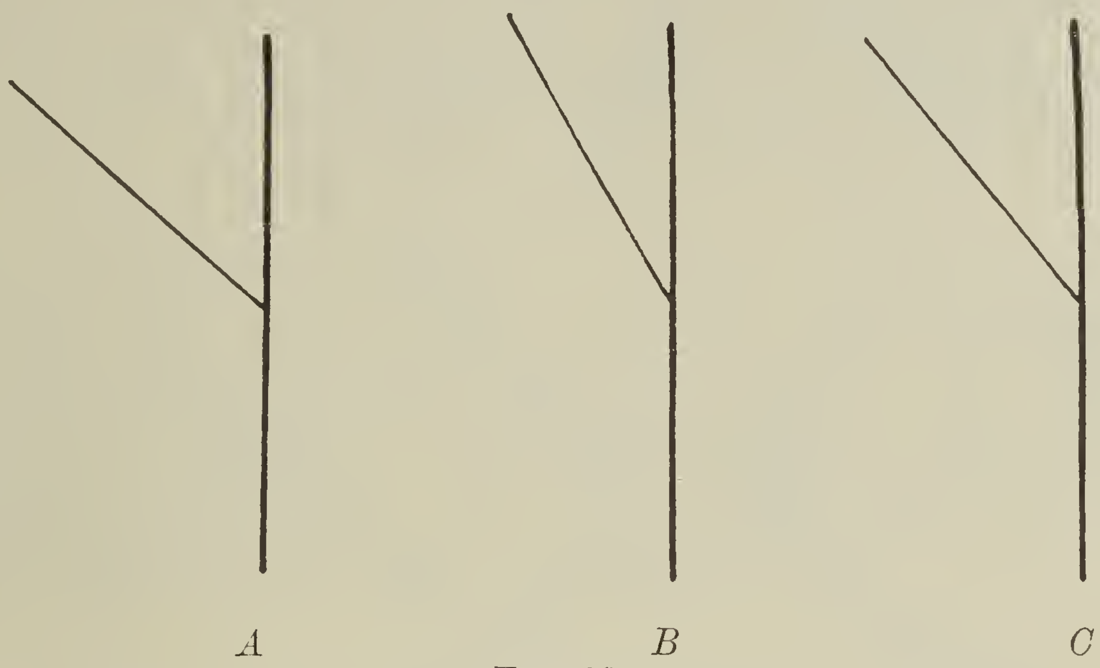


Fig. 23.
A Frisches Material. *B* In Alc. abs. *C* In H_2O.

Aber eine ganz besonders starke Formveränderung der Zellen post mortem, d. h. ausschließlich nur infolge von Aufschwellung, beobachtete ich bei *Anthoxanthum odoratum* L. Hierbei verläuft der Vorgang fast momentan. Die frischen Zellen schwellen, wie bereits erwähnt, in Wasser sehr schnell auf (Fig. 25, *A*), in Alkohol schrumpfen sie zusammen (Fig. 25, *B* und *C*), aber nach der hierauf folgenden nochmaligen Einwirkung des Wassers breiten sie sich wieder aus, wobei sie intensiv aufschwellen. (Fig. 25, *D*.)

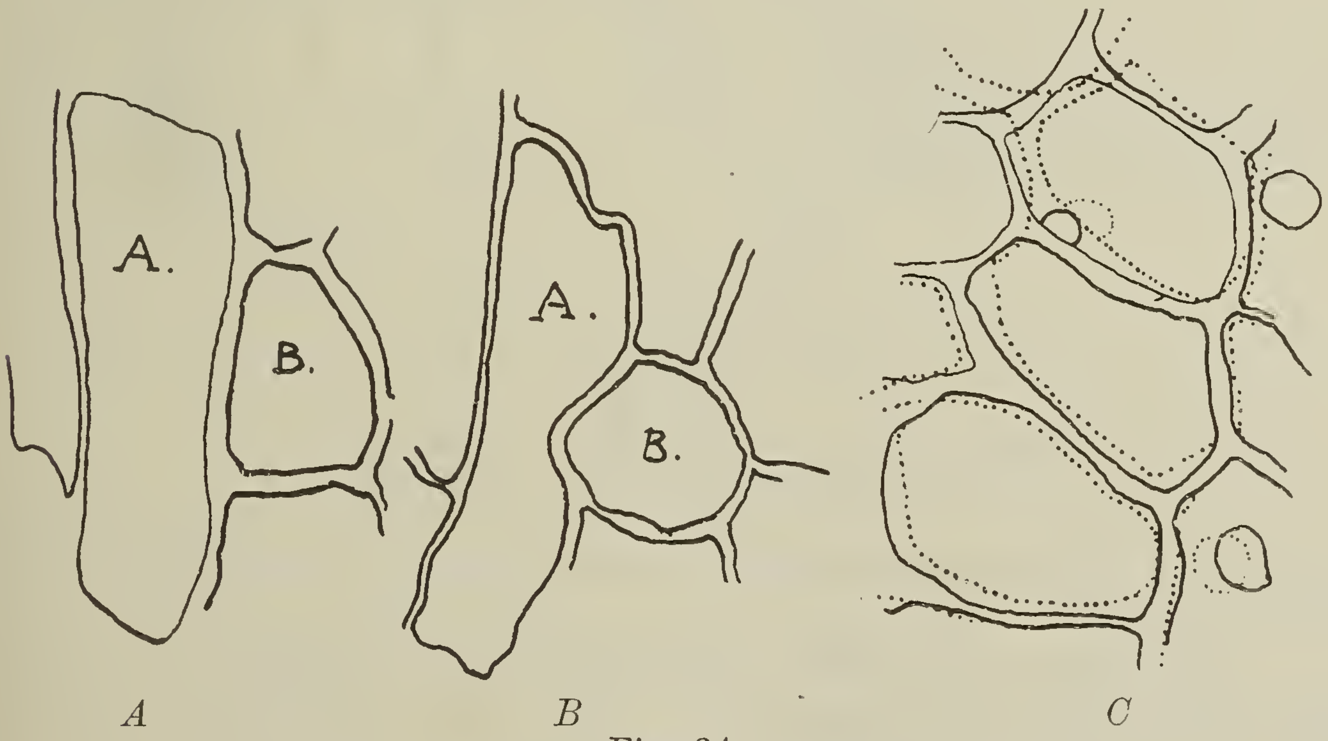


Fig. 24.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 3.)

Hieraus folgt, daß wir augenscheinlich zwei Hauptquellen zu unterscheiden haben, welche von den Gräsern ausschließlich oder gemeinsam zur Spreizung ihrer reifen Blütenstand-Achsen angewendet werden, nämlich die eine, welche z. B. von *Hierochloa* und *Poa* angewendet wird, besteht in einer Erhöhung des Turgors der wachsenden Zellen, also derjenigen Kräfte, welche dem lebenden Protoplasma eigentümlich sind; — die andere, welche bei *Anthoxanthum odoratum* leicht zu konstatieren ist, besteht in einer Aufschwellung der Zellwände, ist also eine rein physikalische Eigenschaft der energydalen Membrane.

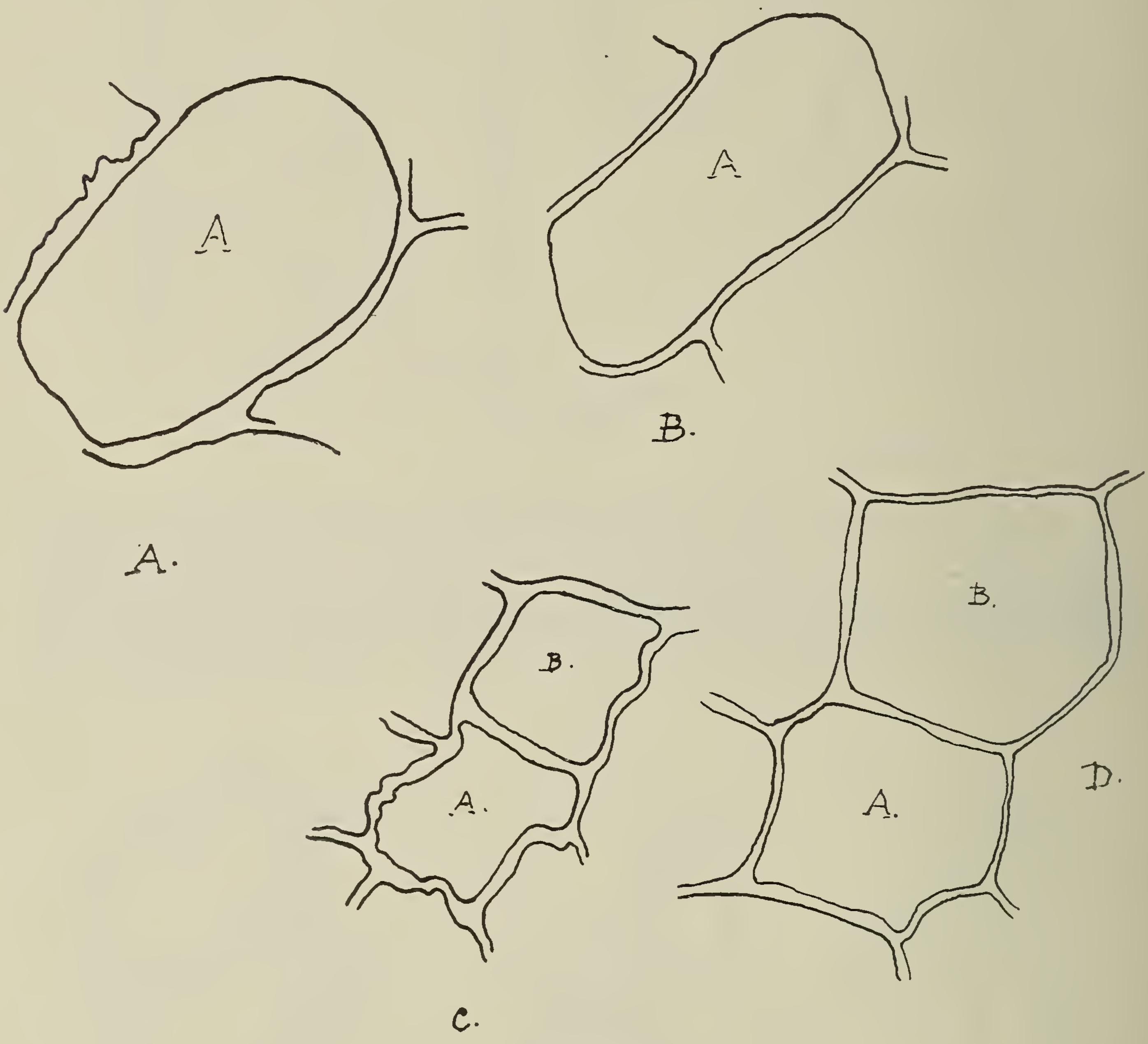


Fig. 25.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 3.)

Was *Milium* anbetrifft, so beweist eine so kräftige Spreizung, wie solche bei dieser Art in der freien Natur vorkommt, und wie aus der vergleichenden Zusammenstellung der Spreizungswinkel im frischen Zustande, in Alkohol und in Wasser ersichtlich ist (im ersteren Falle beträgt der Spreizungswinkel $48^{1}/_{2}{}^{0}$, im zweiten 29^{0} und im dritten 40^{0}; vergl. Fig. 23) deutlich, daß diese Spezies die Spreizung ihrer Äste auch dem Drucke ihres Zellinhaltes verdankt, welcher auch in dem zweiten der angeführten Fälle unbedingt kein passiver Zuschauer bleibt, denn der Spreizungswinkel der lebenden

Achsen ist stets bedeutend größer, als derjenige bei totem, in Wasser gelegtem Materiale.

* * *

Zur Aufklärung des Charakters dieses intracellulären Druckes wurden, den Vorschriften Detmer's [1]) entsprechend, Quer- und Längsschnitte der Achsen zusammen mit deren Bewegungspolstern „zwei Stunden lang in verschlossenen Gefäßen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur“ [2]) Salpeterlösungen von verschiedener Konzentration, beginnend von 1 % bis 10 % inklusive, — ausgesetzt. Schon die ersten vorläufigen Beobachtungen an *Dactylis* zeigten, daß Lösungen schwacher Konzentration, wie z. B. 1 %, 2 %, 3 % und sogar 4 %, im Verlaufe des obengenannten Zeitraumes keinerlei Plasmolyse in den Zellen der untersuchten Gewebe hervorriefen, und zwar nicht nur bei völlig entwickelten Blütenständen, sondern sogar auch nicht bei jungen Infloreszenzen. Zur besseren Übersicht führe ich einige Vergleichungstabellen in Bezug auf *Dactylis*, sowie auch einiger anderer Gramineenarten hier nachfolgend an:

1. *Dactylis glomerata* L.

		Junger Blütenstand	Entwickelter Blütenstand
Nach	KNO$_3$		
2 Stdn.	4 %	Ruft keinerlei Plasmolyse hervor	Keinerlei Plasmolyse
2	5 %	Beginn der Plasmolyse	"
2	6 %	Momentale starke Plasmolyse	"
2	7 %		Schwache Plasmolyse in nur einigen Zellen
2	8 %		Schwache allgemeine Plasmolyse
2	10 %		Momentane starke Plasmolyse in allen Zellen ohne Ausnahme

2. *Dactylis Aschersoniana* Graeb.

		Junger Blütenstand	Entwickelter Blütenstand
Nach	KNO$_3$		
2 Stdn.	4 %	Keine Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 %	"	"
2	6 %	Schwache allgemeine Plasmolyse	"
2	7 %		Beginn der allgemeinen Plasmolyse
2	8 %		
2	10 %		

---

[1]) Detmer, W., Das pflanzenphysiologische Prakticum. Jena 1888. Vergl. Die isotonischen Coeffizienten. p. 99.

[2]) l. c. p. 100.

3. *Bromus arvensis* L.

Junger Blütenstand			Entwickelter Blütenstand
Nach	KNO_3		
2 Stdn.	4 %	Keine Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 %	Schwache Plasmolyse in einigen Zellen	"
2	6 %	Schwache allgemeine Plasmolyse	"
2	7 %		Beginn der Plasmolyse
2	8 %		Allgemeine schwache Plasmolyse
2	10 %		Momentane starke Plasmolyse

4. *Graphephorum arundinaceum* Asch.

Junger Blütenstand			Entwickelter Blütenstand
Nach	KNO_3		
2 Stdn.	4 %	Schwache Plasmolyse in einigen Zellen	Keine Plasmolyse
2	5 %	Beginn der allgemeinen Plasmolyse	"
2	6 %		"
2	7 %		Schwache Plasmolyse in einigen Zellen
2	8 %		Beginn der allgemeinen Plasmolyse
2	10 %		

5. *Holcus lanatus* L.

Junger Blütenstand			Während der Blütezeit gespreizter Blütenstand
Nach	KNO_3		
2 Stdn.	4 %	Allgemeine schwache Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 %	Allgemeine starke Plasmolyse	"
2	6 %		"
2	7 %		Beginn der allgemeinen Plasmolyse
2	8 %		Allgemeine starke Plasmolyse.
2	10 %		Sofortige starke Plasmolyse.

6. *Briza media* L.

Junger, noch in der Blattscheide verborgener Blütenstand			Alter abgeblühter Blütenstand
Nach	KNO_3		
2 Stdn.	4 %	Allgemeine schwache Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 %	Allgemeine starke Plasmolyse	"
2	6 %		Nur in einigen Zellen schwache Plasmolyse
2	7 %		Allgemeine Plasmolyse
2	8 %		
2	10 %		

7. *Anthoxanthum odoratum* L.

Nach	KNO_3	Junger Blütenstand	Gespreizter Blütenstand, während der Blüteperiode
2 Stdn.	4 %	Allgemeine schwache Plasmolyse	Keine Plasmolyse
2	5 %	Allgemeine sehr starke Plasmolyse	„
2	6 %		Allgemeine Plasmolyse
2	7 %		„
2	8 %		„
	10 %		Sofortige Plasmolyse

Es ergab sich also auf diese Weise, daß der Turgor sogar innerhalb derjenigen Zellen, deren Membrane sich durch deutlich ausgedrückte Aufquellungsfähigkeiten auszeichnen, sich im Laufe der Reifeentwickelung des Blütenstandes und der Spreizung seiner Achsen, allmählich um einige Atmosphären vergrößert, denn in den jungen Blütenständen liegt „die Schwelle“ der Plasmolyse bei 4 %, 5 % oder sogar auch bei 6 % KNO_3, während sie bei voll entwickelten bei 7 % oder 8 % KNO_3 liegt, was im letzteren Falle einem Druck von 28 Atmosphären entspricht, wenn mit Jost ein Druck von 1 % KNO_3 mit 3,5 Atmosphären angenommen wird.[1] Diese Ziffer erscheint keineswegs erstaunlich hoch, wenn wir z. B. die Untersuchungen Eschenhagen's in Betracht ziehen, nach welchen in den Hyphen von *Aspergillus niger* und *Penicillum glaucum* je nach der Konzentration des Substrates Drucke von 63 Atmosphären vorkommen. — Nach demselben Autor liegt für *Aspergillus* und *Penicillum* die Konzentrationsgrenze für aktives Wachstum bei 21 % $Na NO_3$, für *Botrytis* bei 16 % $Na NO_3$.

Die Untersuchungen von De Vries zeigten, daß durch 3 % Salpeter nur einige Zellen der Markstrahlen, durch 4 % die meisten, bei 5 % sämtliche Elemente der Markstrahlen ohne Ausnahme und zugleich noch einige Rindenzellen von *Cephalaria* plasmolysiert werden.[2]

Hohe Drucke sind überhaupt eine allgemeine Eigentümlichkeit der Gelenkglieder; so konstatierte doch Pfeffer in den Knotenzellen der Gramineen einen Druck bis zu 40 Atmosphären[3], und bei der Blattbewegung von *Mimosa* findet nach den Beobachtungen von Brücke und Pfeffer in dem Gewebe der Polster eine Erhöhung oder Erniedrigung des Turgors um zwei bis fünf Atmosphären statt, wobei aus den Zellen in die Interzellularräume Wasser austritt. Noch höher sind die Ziffern für die Gelenkglieder, welche Br. Dembski[4] in seiner interessanten Arbeit anführt. Nach seinen Angaben ruft in dem Marke der genannten Organe von *Calathea Lietzei* erst eine 15prozentige Salpeterlösung, und auch dann noch nicht in allen Zellen, die Plasmolyse hervor; erst eine 20prozentige Lösung von KNO_3 plasmolysiert schließlich alle Energiden ohne Ausnahme.[1])

---

[1] Jost, Vorlesungen. p. 516. Bei Stange, in dessen weiter unten zitierten Abhandlung ist diese nach den Angaben Pfeffer angeführte Zahl kleiner, er sagt: „Ein Druck von 1 % KNO_3 = 2,3 Atmosphären ....“

[2] Stange, B., Beziehungen zwischen Substratconzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. (Bot. Zeitg. 1892.)

[3] Jost, Vorlesungen. p. 517 u. Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken. 1910. p. 73.

[4] Dembski, Br., O budowie i mechanizmie ruchów lisci u Marantowatych. (Rozp. Akad. Um. w Krakowie. 1897.)

Daß auch in den Polstern der sich spreizenden, blütentragenden Achsen der Gramineen eine ebensolche Erhöhung des Druckes, wie z. B. bei *Mimosa,* um 3,5 bis 7 Atmosphären stattfindet, geht deutlich aus den oben angeführten Angaben hervor, jedoch mit dem höchst wesentlichen Unterschiede, daß diese Erscheinung bei *Mimosa* eine paratonische, hier aber eine autonome — dort aber eine plötzliche und schnell wechselnde —, hier aber eine allmähliche und, wenn man sich so ausdrücken kann, andauernd konstante ist.

In Berücksichtigung des eben gesagten mußte es von besonderem Interesse sein, auf dem Wege mikroskopischer Untersuchungen festzustellen, in welchem Sinne sich der Zellinhalt verändert, d. h. was sind dies für Turgorogene — denn diese mußten hauptsächlich im Auge behalten werden —, welche sich im Innern der Energiden der „Bewegungsgewebe" ansammeln. In diesem Sinne wurden die folgenden Gramineenarten einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen: *Dactylis glomerata* L., *Bromus arvensis* L., *Graphephorum arundinaceum* Asch., *Holcus lanatus* L., *Koeleria cristata* Pers., *Elymus arenarius* L., *Lolium temulentum* L., *Brachypodium pinnatum* P. B., *Calamagrostis arundinacea* Roth., *Panicum miliaceum* L., *Hierochloa odorata* Wahlb., *Milium effusum* L. und noch einige andere, d. h. Vertreter aller bei uns einheimischen Gramineen-Gruppen. Es ergab sich nun, daß die Bewegungspolster im Höhepunkte ihrer Tätigkeit eine ungewöhnlich starke Anhäufung von Nitriten und Nitraten in ihren Zellen aufweisen, deren Inhalt sofort eine ausgezeichnete Reaktion auf Diphenylamin ergibt.

Ganz anders verhalten sich in Bezug auf dieses obenerwähnte Reaktiv die Gelenkglieder in jugendlichem Zustande, d. h. zu der Zeit, wenn der Blütenstand noch innerhalb der Blattscheide verborgen liegt. In diesem Falle ruft Diphenylamin mit Schwefelsäure entweder überhaupt gar keine Reaktion hervor, oder verursacht nur eine ganz unbedeutende Färbung in nur einigen Zellen des Bewegungsgewebes. Dasselbe wird auch nach Beendigung der Blütezeit beobachtet, wenn, wie wir gesehen haben, die Polster in den meisten Fällen zu vertrocknen beginnen.

Die mikroskopische Untersuchung über das Vorhandensein von Nitriten und Nitraten in den zu beobachtenden Geweben zeigte zugleich auch, daß zur Zeit des Hervortretens des Blütenstandes — was besonders deutlich bei *Graphephorum arundinaceum* und *Holcus lanatus* der Fall war —, die genannten Turgorogene hauptsächlich im zentralen Parenchym der Achse konzentriert sind. Von hier aus gehen sie wahrscheinlich allmählich in die Polster über, welche die Arbeit der Spreizung der in der Jugend zusammengefalteten Blütenstände leisten. Es gelang mir nicht, weder Säuren, noch Schleime, noch Glukose, die den Turgor der Zellen hätten vergrößern können, zu entdecken.[1])

---

[1]) Vergl. auch in dieser Hinsicht die soeben erschienene Arbeit von Adolf Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken. Jena 1910. p. 59 u. 70.

Was für eine Rolle der Turgor bei der Spreizung der Blütenäste der Gräser spielt, haben wir bereits aus den oben besprochenen Versuchen ersehen, in welchen z. B. schon ein einfaches Austrocknenlassen der Pflanze ein Aufwärtsbewegen der Achsen um zirka 30° hervorrief. Noch deutlicher tritt diese Mitwirkung des Turgors zu Tage bei denjenigen Versuchen, welche den Zweck hatten, die Bedeutung des Wachstums der Zellelemente bei der Spreizung der Achsen aufzuklären.

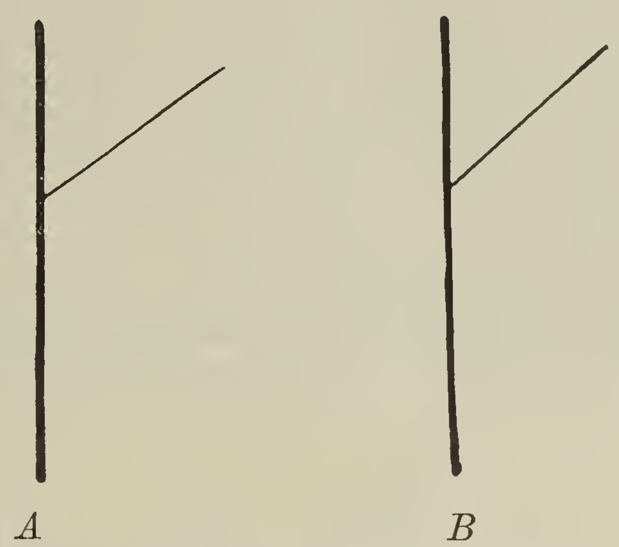


Fig. 26. *Hierochloa odorata.*[2])
A Frisches Material. *B* In 10% KNO_3.

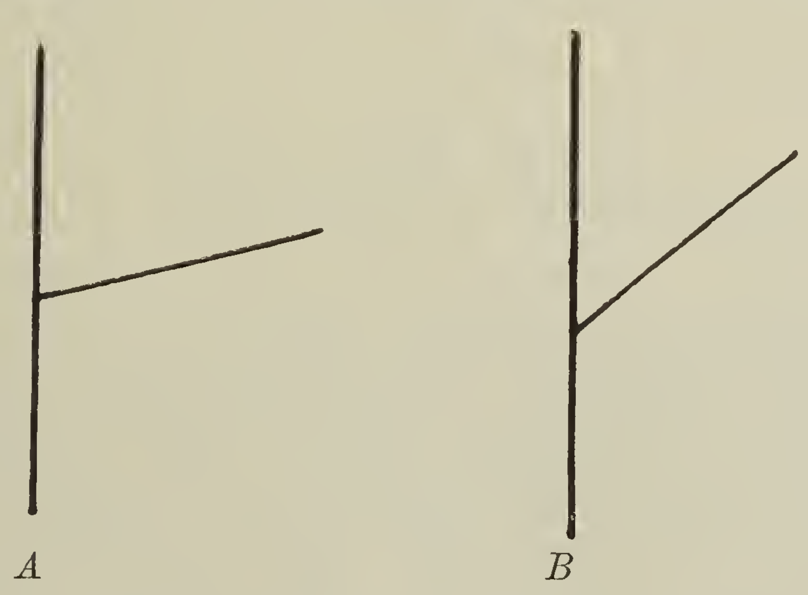


Fig. 27. *Poa alpina* var. *vivipara.*
A Frisches Material. *B* In 10% KNO_3.

---

[1]) Vergl. die von Dembski angegebenen Reaktionen. Nach Dembski entsteht die Zunahme des Turgors in den Zellen der Knotenglieder der Marantaceen infolge der Quantitätszunahme von Apfelsäure auf Kosten der Glukose und Stärke, deren Menge zur Zeit der Gelenkbiegungen abnimmt. (Cf. l. c. p. 135 u. 316.)

[2]) Die Länge der Seitenachsen ist gemeinsam mit den Ästchen gezeichnet.

Wie wir bereits gesehen haben, spreizen sogar schon Abschnitte von sehr jungen Blütenästen von *Poa alpina* oder *Hierochloa odorata,* wenn sie ins Wasser gebracht wurden, ihre Seitenachsen ziemlich schnell, wodurch natürlich nicht das Wachstum der Zellen, sondern die starke Zunahme des intrazellularen Druckes in den Entfaltungspolstern bestätigt wird. Wenn schon etwas weiter aus der Blattscheide herausgewachsene Blütenstände in 10 % KNO_3 gebracht wurden, welches eine sofortige starke Plasmolyse hervorruft, so beobachtet man entweder fast gar keine Rückwärtsbewegung (Fig. 26: der Spreizungswinkel frischer Achsen = 54°; in 10 % KNO_3 = 49°), oder nur eine schwache (Fig. 27: der Spreizungswinkel frischer Achsen = 75°; in 10 % KNO_3 = 50°).

Bei der Überführung derselben in Wasser tritt eine ungewöhnlich starke Spreizung der Achsen ein.

Hieraus ergibt sich, unter Berücksichtigung des Verhaltens der Achsen von *Poa* und *Hierochloa* und ihnen nahestehender Gräser zu Alkohol absolutus und Wasser folgendes: 1) daß die Erhöhung des Turgors innerhalb der Polsterzellen imstande ist, deren Achsen weit auseinander zu spreizen; 2) daß die Lage der Achsen, wenigstens in einem bestimmten Winkel, später durch die Wachstumsprozesse gefestigt wird[1]) und 3) daß absoluter Alkohol, indem er das Protoplasma der Energiden tötet, das Gewebe der Fähigkeit des Aufschwellens beraubt, d. h. daß der Bewegungsakt, wenn nicht ausschließlich, so doch beinahe ausschließlich, auf den Fähigkeiten der lebenden Zelle beruht.

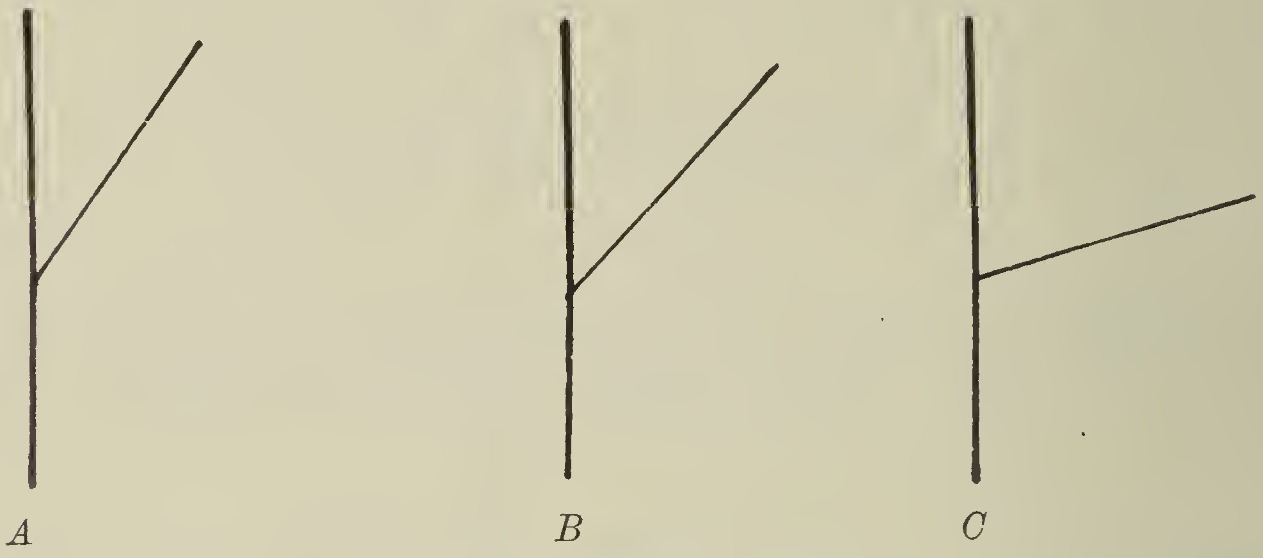


Fig. 28. *Milium effusum.*
A Frisches Material. *B* In 10 % KNO_3. *C* In H_2O.

Daß aber die eben angeführten Schlußfolgerungen nicht auf alle Fälle anwendbar sind, mit denen ich es bei den Gramineen zu tun hatte, zeigen zum Beispiel die oben besprochenen Fakta bezüglich *Anthoxanthum* und *Milium* (vgl. weiter unten *Triticum*), bei welchem als ein weiteres Hilfsmittel der Bewegung die Aufquellungsfähigkeit der Zellmembrane erscheint, wodurch post mortem der Zellen die Achse in die ihr im Leben, während der Blütezeit, eigentümliche Lage gebracht werden kann.

---

[1]) Cf. Moebius, l. c. p. 60 u. 61, und Jost, Vorlesung. 33. p. 250.

Unter der Einwirkung von 10 % KNO_3 auf die Knoten von *Milium*, bei welchem die Polsterzellen mit aufquellbaren Membranen versehen sind, verhält sich die Sache folgendermaßen: Frische, bereits entfaltete Blütenstände spreizen in dieser Lösung ihre Achsen (Fig. 28 und 29);¹) wenn dieselben hierauf in Wasser überführt werden, so spreizen sie sich nicht nur weit von der Hauptachse ab (Fig. 28 und 29), sondern in gleicher Weise auch voneinander. Ein solches Verhältnis der Achsen von *Milium* zu KNO_3 im Vergleich zu *Poa, Hierochloa* und *Holcus* erklärt sich durch die Verschiedenartigkeit der Struktur der Gelenke; bei *Milium* (siehe unten) lagert oberhalb des Sklerenchyms ein feinzelliges und dickwandiges Kollenchym, welches bei *Hierochloa, Poa* und *Holcus* nicht vorhanden ist.

Dieses Beispiel zeigt uns jedenfalls, daß die Arbeitsfähigkeit des Polsters eine ganz ungewöhnlich große ist und weist zugleich auch darauf hin, daß die erwähnte und praktisch allgemein angewendete Methode der Messung des Wachstumswinkels vermittelst einer schnellen Plasmolyse nicht für alle Fälle tauglich ist.

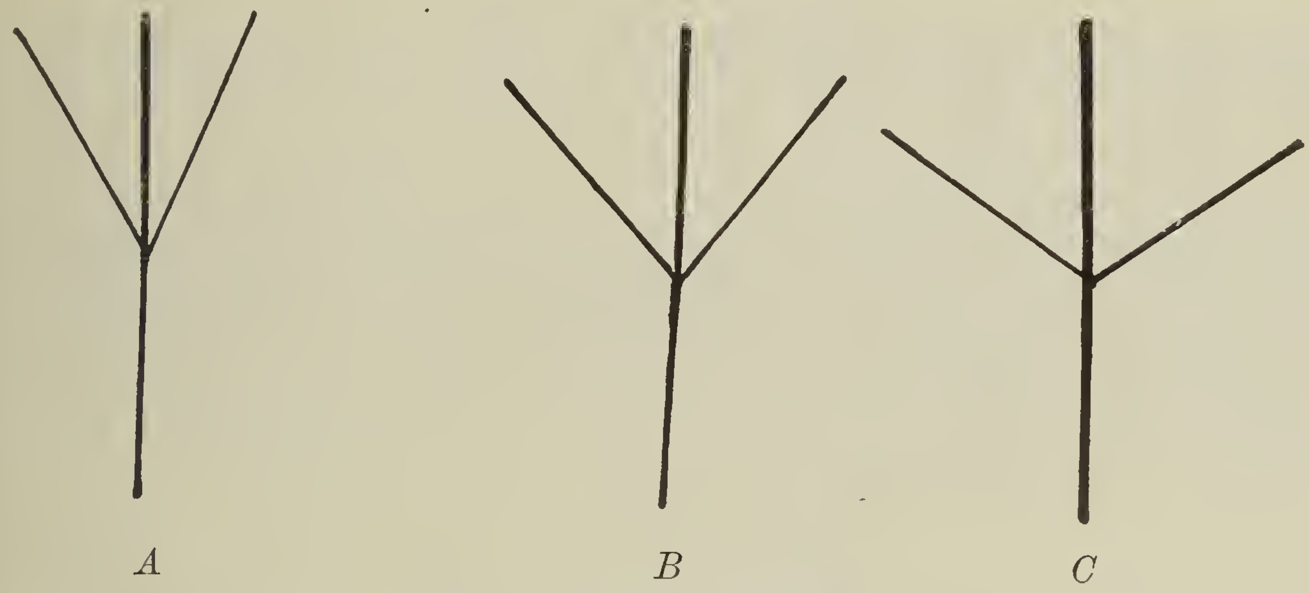


Fig. 29. *Milium effusum.*
A Frisches Material. *B* In 10 % KNO_3. *C* In H_2O.

Wenn wir die bei der Bestimmung des Turgors und des Wachstums erhaltenen Ergebnisse resumieren, so gelangen wir zu nachstehender Schlußfolgerung in Bezug auf die Anteilnahme dieser Agentien an der Spreizung der Achsen:

In den ersten Momenten dieses Prozesses beginnt der Turgor die Arbeit, später verlaufen Turgor und Wachstum beinahe parallel zueinander,²) und schließlich tritt ein Stillstand des Wachstums ein und der Turgor führt allein für sich die Arbeit der Spreizung zu Ende, indem er mitunter die Seitenachsen um 160° von dem Hauptstiele hinwegbewegt.

---

¹) Die Entfernung der frischen Achse vom Hauptstengel beträgt, nach der Zeichnung zu urteilen, 36°; in 10 % KNO_3 44°; in H_2O 73°.

²) Dies wird bestätigt durch den geringen Unterschied zwischen den Winkeln bei der Einwirkung von 10 % KNO_3.

Daß die Schlußmomente der Spreizung eben gerade dem Turgor — der hier im weitesten Sinne dieses Wortes aufzufassen ist[1]) — zufallen, geht deutlich hervor aus den Beobachtungen über den Effekt der Plasmolyse auf bereits völlig abgespreizte Äste, d. h. welche ihren Wuchs schon längst abgeschlossen haben.

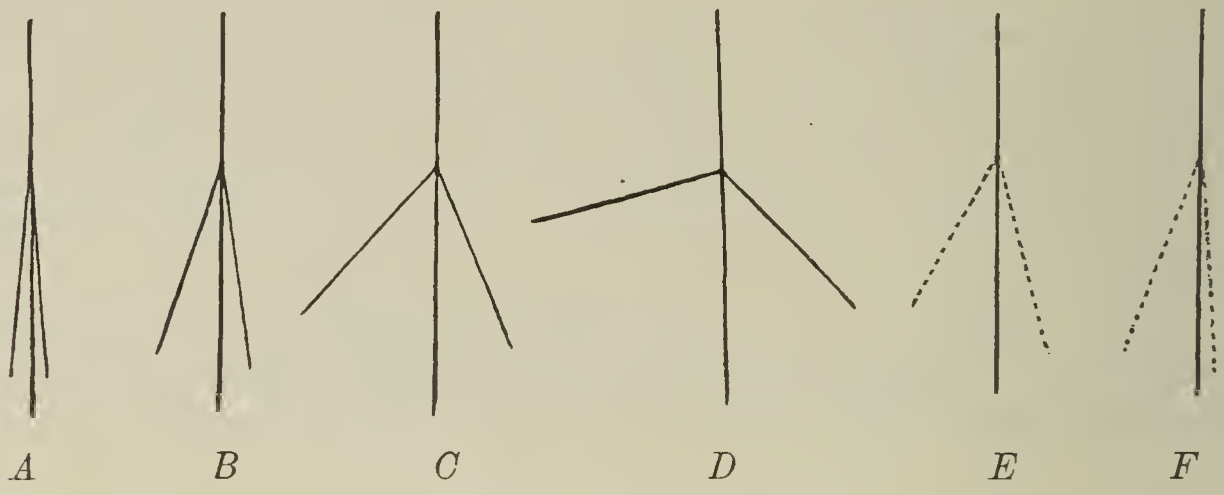


Fig. 30. *Holcus mollis.*

A Frisches Material. *B* In 10% KNO_3 n. 1/2 St. *C* In 10% KNO_3 n. 1 St. *D* In 10% KNO_3 n. 4 St. *E* In H_2O n. 10 St. *F* In H_2O n. 1 St.

Als Beispiel führe ich hier nur eine Zusammenstellung der Untersuchungen von *Holcus mollis* an, bei welcher Spezies die Seitenachsen ganz ungewöhnlich stark abgespreizt sind, deren Distanz gerade bei dieser Art den oben erwähnten Winkel von 160° ergibt. Eine 10prozentige Salpeterlösung verringert schon nach einer halben Stunde sichtlich die Spreizung (Fig. 30, *B*), welche aber immerhin erst nach ungefähr 4 Stunden eine konstante wurde (Fig. 30, *D*), und sogar nach 12 Stunden sich nicht mehr veränderte (Fig. 30, *D*). Wenn die plasmolysierten Achsen in Wasser überführt wurden, so kehrten sie fast augenblicklich in ihre vorherige Lage zurück, d. h. im Verlauf von zehn Minuten durchmachen sie einen Raumwinkel von 52°. (Fig. 30, *E* und *F*.)

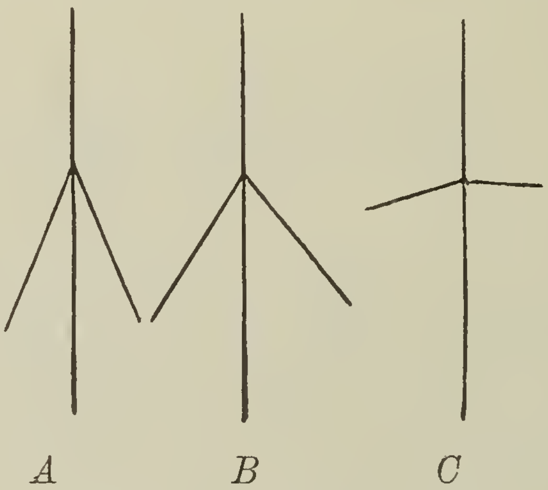


Fig. 31. *Holcus mollis.*

A In Alc. abs. *B* In H_2O n. 10 Min. *C* In H_2O n. 1 St.

---

[1]) D. h. die Aufquellung der Membrane hier mit inbegriffen, welche, wie oben bemerkt, die Fähigkeit besitzt, die Achsen weit auseinander zu spreizen.

Durch absoluten Alkohol getötete Äste, in welchem sie ihre Beziehungen zueinander nur sehr wenig veränderten (Fig. 31, *A*), bewegten sich nach ihrer Überführung in Wasser sehr schnell aufwärts, nach der Hauptachse zu (Fig. 31, *B*) und blieben in einer Entfernung von 115°, oder auch von 92° von derselben stehen. (Fig. 31, *C*.)

Zugleich mit dem Anbiegen der Seitenachsen findet auch ein Auseinanderspreizen derselben nach der Seite zu statt und die Entfernung der Äste, welche bei voller Spreizung nicht mehr als 30° betrug, ist jetzt bis auf 90° und sogar 100° gestiegen. Alle diese Erscheinungen, welche übrigens bereits der Zerstörung der vitalen Beziehungen der Gewebe zueinander zugeschrieben werden müssen, geben uns bis zu einem gewissen Grade Verständnis von dem Widerstande, welchen das lebende Polster zu überwinden hat, um die ihm auferlegte Arbeit der Spreizung der Achse um 160° von der Hauptachse auszuführen.

* * *

Nachdem ich mich bei den vorläufigen Untersuchungen (vergl. weiter oben) überzeugt hatte, daß das Polster das eine Mal ausschließlich nur an den Seitenästen, das andere Mal an beiden, sowohl an den Seitenästen als auch an der Hauptachse entwickelt ist, handelt es sich jetzt noch darum, die gegenseitigen Beziehungen der Achsen zueinander zu bestimmen.

Zu diesem Zwecke wählte ich als Untersuchungsmaterial: *Dactylis glomerata, Graphephorum arundinaceum* und *Bromus arvensis.* Bei den erstgenannten beiden Gramineen sind die Polster zu beiden Seiten des Spreizungswinkels der Achsen entwickelt, d. h. an der Hauptachse und an den Seitenachsen, während sie bei der dritten Art sich nur an den Seitenachsen befinden.

An mehreren Exemplaren von jedem der genannten Gräser wurde vorher rechtzeitig¹) die Hauptachse der Blütenstände über dem zu untersuchenden Knoten abgeschnitten. Unter diesen Bedingungen verlief die Entwickelung der Polster und die Spreizung der Achsen in ganz normaler Weise.

Wenn jedoch die Hauptachse möglichst genau im Knoten abgeschnitten wurde, wobei die verursachte Wunde mit einer Gypsschicht verschlossen wurde, so fand bei *Graphephorum* und *Dactylis* ungeachtet einer fast normalen Entwickelung der Polster an der Seitenachse, eine viel weniger als normale Spreizung statt.

Bei *Bromus* entwickelte sich in diesem Falle das Bewegungspolster ebenfalls sehr gut, wobei die Achse in genau demselben Maße abgespreizt wurde, als es in normalen Fällen geschah.

Diese Versuche zeigten, daß schon das an der Seitenachse gelagerte Polster an und für sich, ohne sozusagen eines speziellen, höher als der Knoten an der Hauptachse gelegenen Stützpunktes zu bedürfen, die Abspreizung des Astes *(Bromus)* bewirken kann und daß eine Verletzung des normalen Zuflusses von organischen

---

¹) D. h. zu einem Zeitpunkte, als der Blütenstand kaum erst mit seiner Spitze aus der Blattscheide hervorzutreten begann.

oder anorganischen Substanzen durch die Hauptachse bis zur Spitze derselben für die Tätigkeit der Polster keinerlei irgendwie tiefer eingreifende anatomische oder physiologische Abweichungen herbeiführt.

Andererseits zeigten *Dactylis* und *Graphephorum,* daß die Abwesenheit einer gehörig starken Spreizung der Seitenachsen auf die Verletzung des gegenseitigen Druckes der beiden turgeszierenden und wachsenden Zellkomplexe zurückzuführen ist.

Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigten Versuche, welche derartig angestellt wurden, daß an Stelle der Hauptachse ein ziemlich hoher Gypszylinder angebracht wurde, oder daß Internodienstücke der Hauptachse stehen gelassen wurden, welche von einer Seite der Länge nach abgeschnitten worden waren, um die Möglichkeit der Bildung von Stützpolstern an denselben zu verhindern. (Fig. 32.)

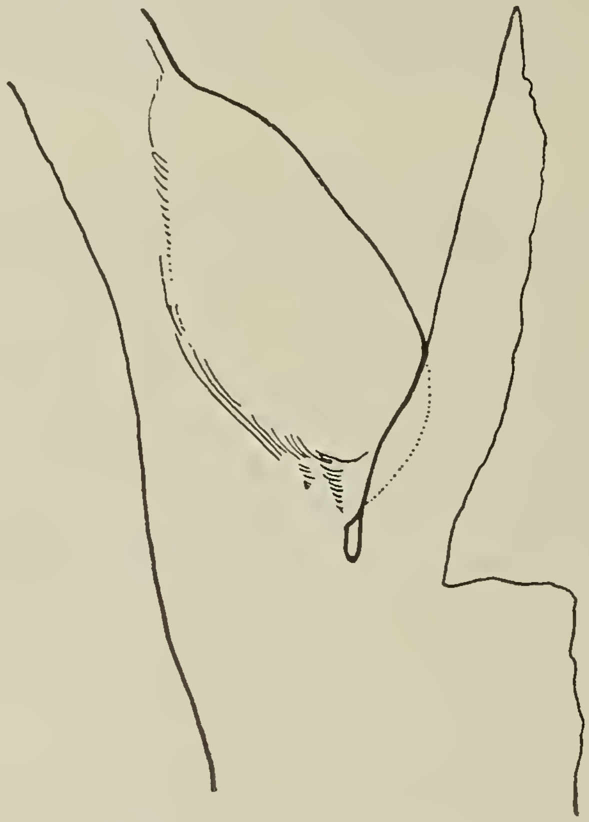


Fig. 32. *Dactylis glomerata.*
(Gez. mit Planar Zeiß 1 : 4,5 u. Ocul. Zeiß N_4.)

Unter solchen Bedingungen war die Spreizung eine größere, als bei der Anwendung von Gypszylindern, jedoch bei weitem keine so kräftige, als es unter normalen Verhältnissen in der freien Natur beobachtet wird.

Zwecks Bestätigung dieser letzteren Beobachtungen wurden an einigen Individuen von *Dactylis* und *Graphephorum* (mit gleichartig abgespreizten Achsen) Einschnitte durch das nodiale Collenchym[1]) gemacht und in diese Einschnitte Seidenfäden derartig eingeführt, daß die beiden anschwellenden und weiterwachsenden Polster einander nicht berühren konnten. In denjenigen Fällen, in welchen diese Manipulation erfolgreich gelang, hatte sich die Seitenachse im Verlaufe von 3 Tagen kaum wahrnehmbar, um 2—3° fortbewegt. Wenn jedoch die Polster trotz der eingeführten Fäden aufeinander einen Druck auszuüben begannen, so trat alsdann in demselben Zeitraume eine starke Abspreizung des Seitenastes nach unten ein. In einem der beobachteten Fälle senkte sich die Achse um 19°, im andern um 28°.

---

[1]) Siehe weiter unten im „Anatomisch-vergleichenden Teile“.

Diese Einschnitte in Achsenwinkel ergaben auch gewisse Hinweise auf die Bedeutung der unter den beiden Polstern lagernden Gewebe. So verhinderte zum Beispiel, wie Figur 33 zeigt, sogar ein ziemlich tiefer Einschnitt bei *Dactylis* die Spreizung der Äste nicht, welche durch die Tätigkeit der, wie wir bereits wissen, an beiden Achsen befindlichen Polster hervorgerufen wird.

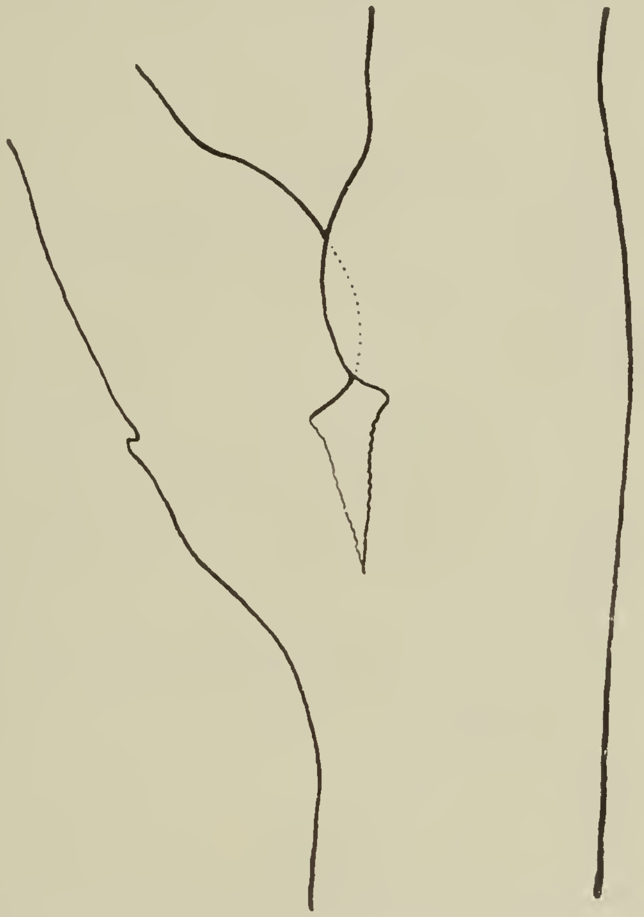


Fig. 33. Längsschnitt durch den Knoten von *Dactylis glomerata*. (Gez. mit Planar Zeiß 1:4,5; F = 35 mm u. Ocul. Zeiß No. 3.)

Ganz ebenso verhält sich die Sache bei *Poa alpina,* bei welcher, wie aus Figur 34 ersichtlich ist, das gesamte nodiale Collenchym sich zusammenzog und sich unter das seitliche Kissen schob.

Ein solches Verhältnis des unter dem Polster lagernden Collenchymgewebes spricht, wie mir scheint, einerseits ganz deutlich dafür, daß dasselbe vollständig passiv zwischen den beiden Achsen eingespannt ist und nur als Verstärkung der Spreizungsstelle derselben dient; andererseits weist es auf die Turgor-Beziehungen der Polstergewebe zu den darunter liegenden Geweben hin, welche das Aufquellungsorgan sozusagen zusammenziehen.

Indem ich hiermit den ersten Teil meiner Beobachtungen abschließe, will ich nur noch eine von denjenigen Fragen berühren, auf welche bereits Goebel seiner Zeit eine negative Antwort gegeben hatte. Dieser Gelehrte sagt nämlich in seiner oben zitierten Abhandlung, daß die Abwärtsbewegung der Achsen durchaus nicht auf eine „unregelmäßige Belastung der Inflorenzäste“ zurückzuführen sei. Und wirklich, wenn wir zum Beispiel bei *Dactylis* die ährchentragende Spitze des unteren Seitenastes während seiner Abwärtsbewegung abschneiden, so richtet es sich zwar auf, verändert aber die Entfernung seiner Achsenteile von der Hauptachse nicht im geringsten.

Führen wir aber dieselbe Operation später aus, wenn die Achse sich zurückbewegt, so tritt nicht nur ein Aufrichten der Achse ein, sondern auch die Entfernung zwischen der Hauptachse und dem Seitenaste verändert sich, denn dieser letztere bewegt sich sprungartig um einige Grade von 5° bis 8° oder 9° nach oben.

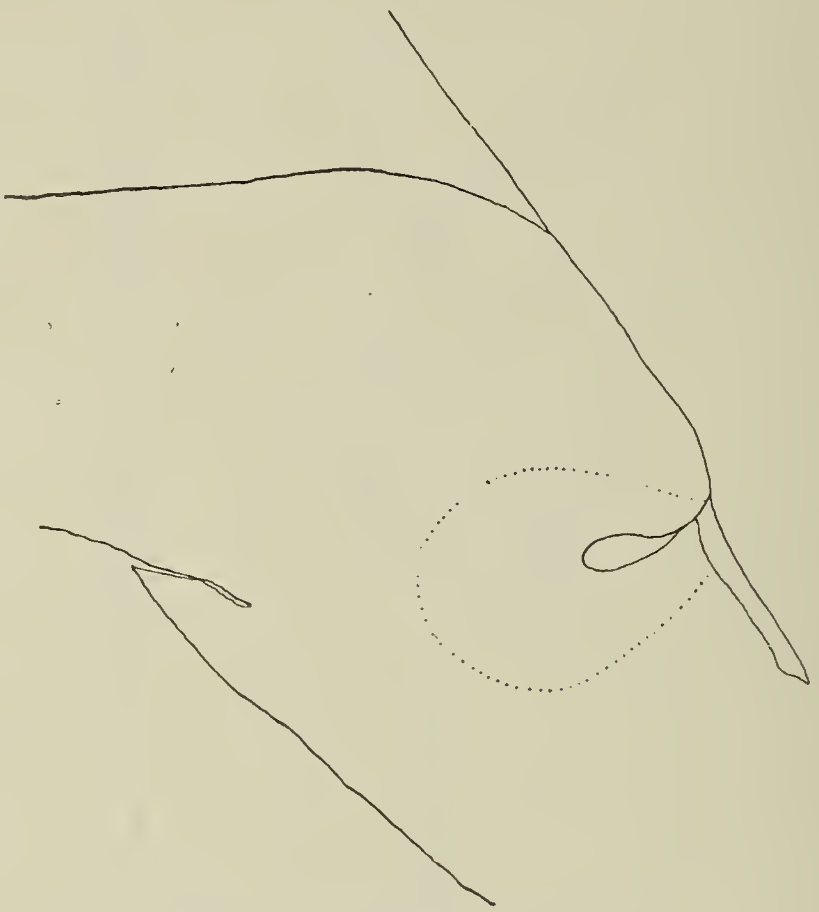


Fig. 34. Längsschnitt durch den Knoten von *Poa alpina* var. *vivipara*. (Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 3.)

Dabei gleichen sich auch, bei *Dactylis* zum Beispiel, diejenigen Falten aus, welche wir an der Basis der Seitenachse an der dem Polster gegenüberliegenden Seite bemerken. Die gleiche Erscheinung („Querrunzelung“) beobachten wir, wie bekannt, auch an den Knoten der Halme der Gräser bei geotropischen Krümmungen des Stengels.¹)

Wie Figur 35 zeigt, kommen solche Buchten bei *Dactylis glomerata* vor: eine (Fig. 35, *B*), zwei (Fig. 35, *A*), oder auch mehr (Fig. 35, *C*). Sie weisen darauf hin, daß die Parenchymelemente gedrückt, zusammengepreßt werden in dem Sinne, wie dies Schwendener²) für die Gelenkpolster bei *Phaseolus* und *Oxalis*

---

¹) Czapek, F., Die Bewegungsorgane der Blattgelenke der Menispermaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 27. 1909. Heft 7.)

²) Schwendener, Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. (Sitzber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1898.)

nachgewiesen hat, nämlich daß diese „Faltenbildung ... auf einer passiven Verkürzung der konkav werdenden Seite beruht“.[1] In Bezug auf Anzahl und Tiefe dieser „Falten“ begegnen wir hier, wie aus dem oben angeführten ersichtlich ist, denselben Variationen, wie sie Schwendener bei *Oxalis* bemerkte, denn auch dort kamen Kniegelenke vor mit entweder nur einer einzigen, aber tiefen Einbuchtung (vergl. Fig. 4, Taf. I), oder mit zwei, drei, oder sogar einer noch größeren Anzahl derselben; dafür waren sie aber im letzteren Falle bedeutend schwächer entwickelt (vergl. Fig. 1—3, Taf. I).

Um mich zu überzeugen, ob diese Parenchymelemente in dem Falle, in welchem sie an der gegenüberliegenden Seite des Polsters vorhanden sind, irgend eine genauer bestimmte Rolle zu spielen imstande sind bei der Aufwärtsbewegung der Achse, schnitt ich dieselben mit einer scharfen Lanzette ab, ohne den in die Rinde eingerückten Halbkreis der Gefäßbündel (vergl. weiter unten) zu beschädigen. Wenn ich nur die Fälle in Betracht ziehe, in welchen diese Operation eine gelungene war, so gelangte ich zu dem Schlusse, daß diesem zusammengepreßten Zellkomplexe ein gewisser Anteil an der Aufwärtsbewegung des Seitenastes zugeschrieben werden muß.

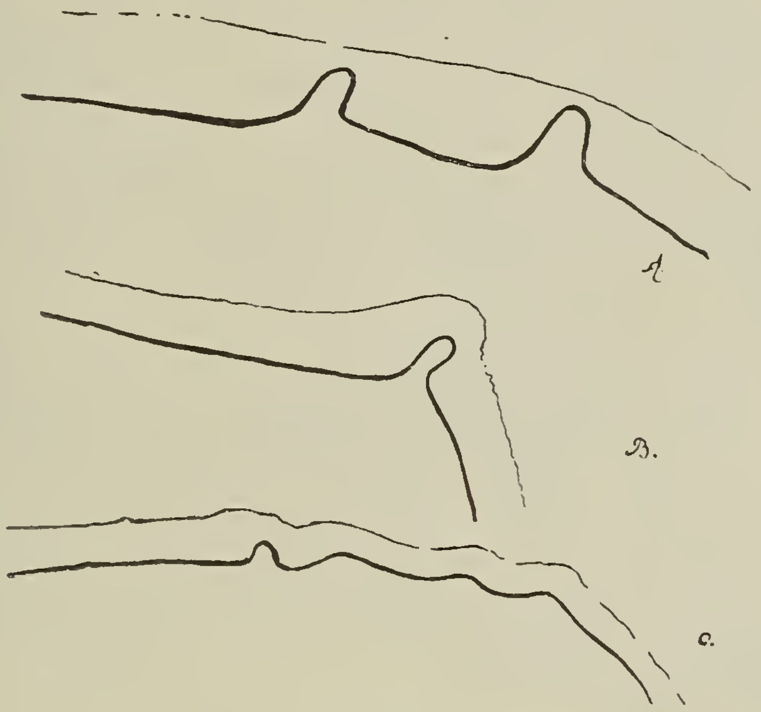


Fig. 35.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Wenn also nur ein einziges Polster an der Seitenachse abgeschnitten wurde, deren anfängliche Spreizung 105° betrug, so bewegte sich dieselbe schnell auf 50° aufwärts, nach Verlauf von einigen Stunden befand sie sich in einer Entfernung von 42° von der Hauptachse, und nach 24 Stunden betrug der Spreizungswinkel nicht mehr als 28°. Wenn jedoch bei dem Aste mit demselben anfänglichen Spreizungswinkel das zusammengepreßte Parenchym und das Polster weggeschnitten wurde, so erhob sich die Achse viel langsamer auf 85°, nach 4 Stunden befand sie sich auf einer Entfernung von 68° von der Hauptachse und nahm schließlich, nach Verlauf von 24 Stunden, eine konstante, sich nicht mehr verändernde Lage von 52° an.

---

[1] Vergl. l. c. p. 5.

Da ich nach Möglichkeit Äste von gleichen Dimensionen auswählte, so mußten folglich die Beobachtungsresultate, von denen ich hier als Beispiel nur einen einzigen anführe, auf die Teilnahme der zusammengepreßten Parenchymelemente zurückgeführt werden, deren Gestalt und Lagerung ich in diesem Momente bei *Dactylis* jedoch nicht genauer bestimmen konnte. (Vergl. weiter unten im „anatomischen Teile“.)

Indem ich nun zu dem zweiten Teile meiner Untersuchungen übergehe, welcher den Zweck hat, den Leser mit dem Aufbau, dem Charakter und der Verbreitung der Gelenkpolster bei den Gramineen näher bekannt zu machen, gebe ich diesem Abschnitte, unter Berücksichtigung des vorherrschend in demselben zusammengetragenen Materiales die Bezeichnung „anatomisch-histologischer Teil“, jedoch unter dem Vorbehalte, daß wir es mit vielen der oben angeführten Versuche noch zu tun haben werden gelegentlich der Beurteilung der beobachteten Organe bei diesen oder jenen Vertretern dieser so außerordentlich zahlreichen und mannigfaltigen Gruppe des Pflanzenreiches.

Und nun noch eine Bemerkung: Der Einteilung Hackels[1]) folgend, hätte ich in der hier folgenden Betrachtung die Gruppe der *Maydeae* die erste Stelle einräumen müssen, aber in anbetracht dessen, daß in unserer einheimischen Flora in Bezug auf die Anzahl ihrer Vertreter, mit denen wir es hier zu tun haben, die *Festucaceae* und *Hordeae* die reichsten sind, gestatte ich mir, gerade diese letzteren voranzustellen.

II. Abteilung.

Anatomisch-Histologische Untersuchungen.

I. Gruppe: Festucaceae.

Dactylis glomerata L.

Die die Spreizung verursachenden Polster sind bei dieser Gramineenart an beiden Ästen an deren Gabelung entwickelt (Fig. 36).

Am Querschnitt der jungen, d. h. noch zusammengefalteten Achsen ist zu sehen, daß deren Hauptachse vorläufig noch nicht mit einer Erhöhung, sondern mit einer Vertiefung versehen ist, in welcher das Polster der Seitenspreizung gelagert ist. Das Gewebe dieser Vertiefung besteht aus Parenchymzellen, welche mit dünnwandigen, typisch zellulösen[1] Membranen (Chl Zn reagiert sofort) und mit einem protoplasmatischen Primordialschlauche versehen sind, in welchem nur sehr wenige, und auch dann nur in einzelnen Zellen vorkommende Chlorophyllkörner eingebettet liegen. Genau denselben Charakter zeigt auch das in diese provisorische Rinne eingelagerte Bewegungspolsterchen, jedoch mit dem Unterschiede, daß in demselben viel zahlreichere Elemente vorhanden sind, als wie in dem letztgenannten. Ich hatte zum Beispiel Gelegenheit,

---

[1]) Vergl. *Gramineae* in „Die Natürlichen Pflanzenfamilien“ von Engler und Prantl.

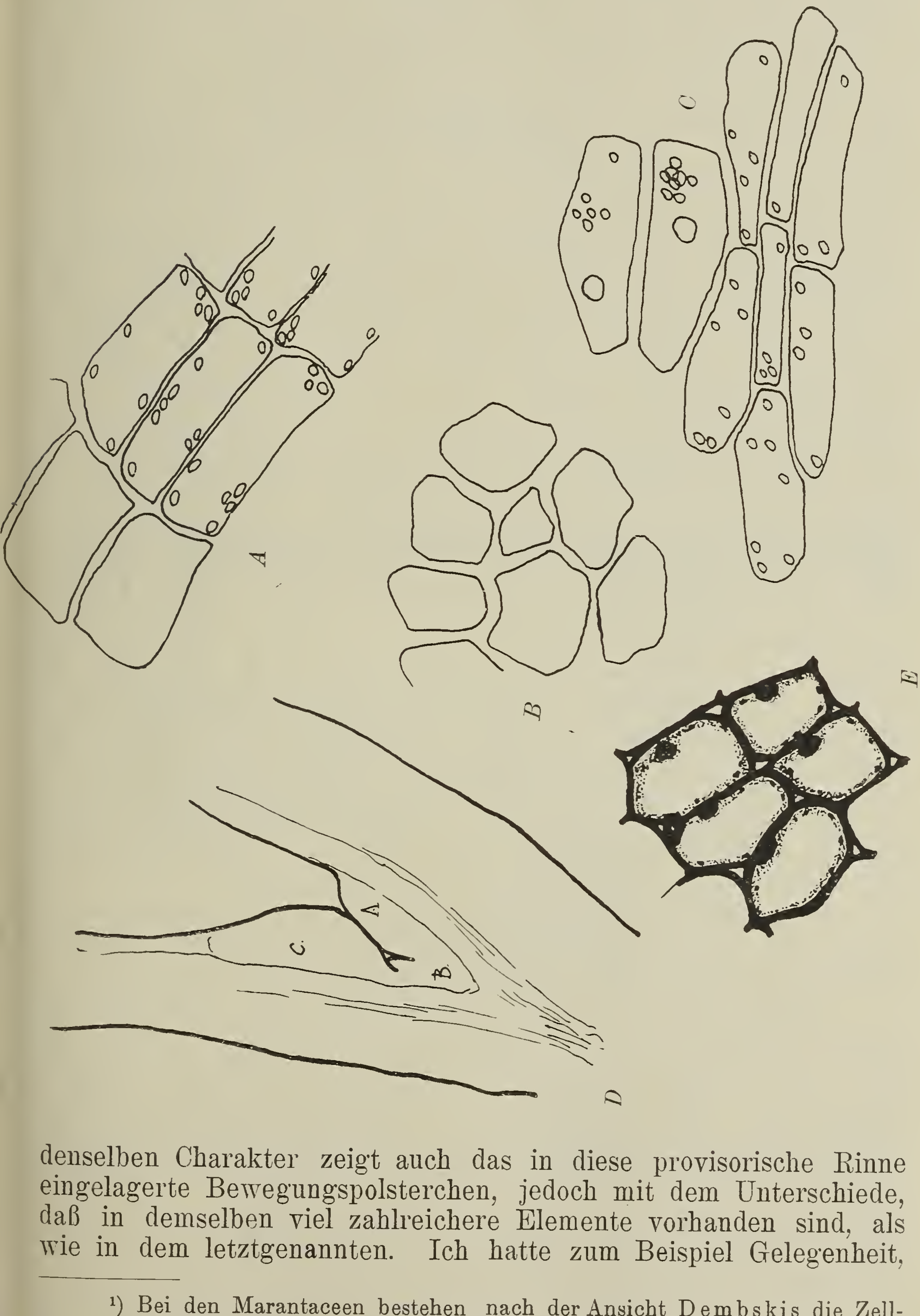


Fig. 36. A, B u. C gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. D gez. mit Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3. E gez. mit Obj. C. Zeiß u. Ocul. No. 3.)

---

[1] Bei den Marantaceen bestehen nach der Ansicht Dembskis die Zellmembrane des Schwellgewebes aus Cellulose und Pektinsäure.

in dem jungen Bewegungsgewebe des Hauptstengels vier Querschichten von Zellen zählen zu können, während bei den Seitenachsen deren 7—9 vorhanden waren. Sie erstrecken sich in regelmäßigen Längsreihen, welche besonders scharf an der Hauptachse hervortreten (Fig. 36, *A*) und mit zahlreichen Interzellulargängen versehen sind (Fig. 36, *E*), die zur Zeit der maximalen Spreizung der Achsen spurlos verschwinden. Die Regelmäßigkeit der Lagerung der Elemente beider Polster verschwindet allmählich, je näher sie der Gabelungsstelle der Achsen liegen, welche von einer dichten Masse chlorophyllosen, verhältnismäßig dickwandigen kollenchymatischen Gewebes eingenommen wird, die beide Bewegungspolster miteinander verbindet (Fig. 36, *B*). Bei der Färbung von frisch angefertigten Präparaten durch Methylgrün fällt außer den symmetrischen Reihen der Zellelemente auch noch die ungewöhnliche Regelmäßigkeit in der Anordnung ihrer Kerne in die Augen, denn sie alle sind im Bereiche des Bewegungspolsters ohne Ausnahme an den oberen Enden der Energiden gelagert, was vom Haberlandtschen Gesichtspunkte aus direkt auf die Stelle der Energieansammlung hinweisen würde. Die energische Tätigkeit der Zellen des Bewegungsparenchyms dauert solange an, als die Blüten geöffnet sind, d. h. deren höchstes Entwicklungsstadium fällt genau zusammen mit dem maximalen Momente der Anschwellung der Lodiculae. Gerade dann geben uns die Querschnitte die allerbeste Vorstellung von der Mächtigkeit der Entwickelung des Organes, welches in diesem Momente aus polygonalen, an Nitriten und Nitraten außerordentlich reichen Zellen besteht, die in der Richtung des Radius des Polsters mehr oder weniger gestreckt sind (Fig. 37 und 38). Ein derartiger Charakter der Parenchymelemente tritt besonders deutlich hervor in den Peripherieteilen der Polster der Seitenachse (Fig. 38, *A*: Querschnitt des Bewegungsgewebes) und auf der ganzen Oberfläche dieses Organes an der Hauptachse, an welcher die Zellen den status quo ante ihrer ursprünglichen regelmäßigen Lagerung beibehalten haben (Fig. 37, *A*: Querschnitt, und Fig. 38, *B*: Längsschnitt des Bewegungsgewebes).

Im Polster der Seitenachse, in den tiefer liegenden Teilen derselben, ist diese Streckung in der Richtung des Radius des Querschnittes selbstverständlicherweise viel schwächer ausgedrückt (Fig. 37, *B*).

Dagegen wird gerade an diesen Stellen eine ungewöhnliche Dünnwandigkeit der Elemente des Bewegungspolsters (Fig. 37, *B*) und eine Armut derselben an Chlorophyll konstatiert, was übrigens auch für die mehr oberflächlichen Schichten des Polsters charakteristisch ist. Eine Vergleichung der Querschnitte der Seitenpolster in verschiedenen Altersstadien mit den Längsschnitten derselben zeigt uns, daß die Zellen sich räumlich bedeutend vergrößerten, jedoch nicht nach allen Richtungen im gleichen Maße. In der Richtung des Radius ist diese Zunahme um vieles größer, als diejenige, welche in der perpendikulären Richtung zu demselben konstatiert wird.

Dabei verschwindet in den meisten Fällen, mit Ausnahme der Hauptachsen (was bereits weiter oben erwähnt wurde) diejenige

Regelmäßigkeit der Lagerung der Parenchymelemente, welche anfänglich sowohl an den Quer-, als auch an den Längsschnitten der Polster bemerkt wurde (Fig. 36, *E* und *C*).

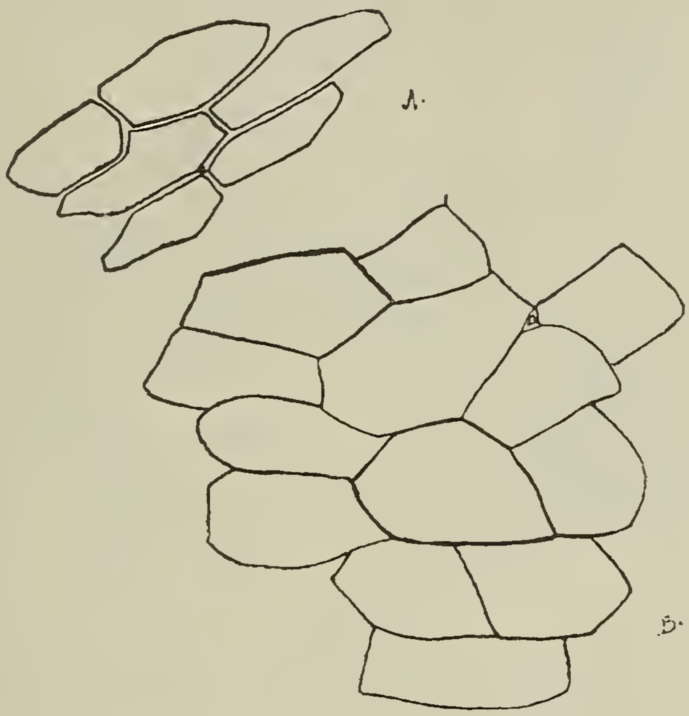


Fig. 37.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Nur in dem dem sklerotischen Ringe[1]), welcher die Gefäßbündel umgibt, anlagernden Rayon bleibt die Form und Lagerung der Zellen der Schwellgewebe mehr oder weniger annähernd dieselbe, als wie sie solche beim Austritte des Blütenstandes aus der Blattscheide hatten.

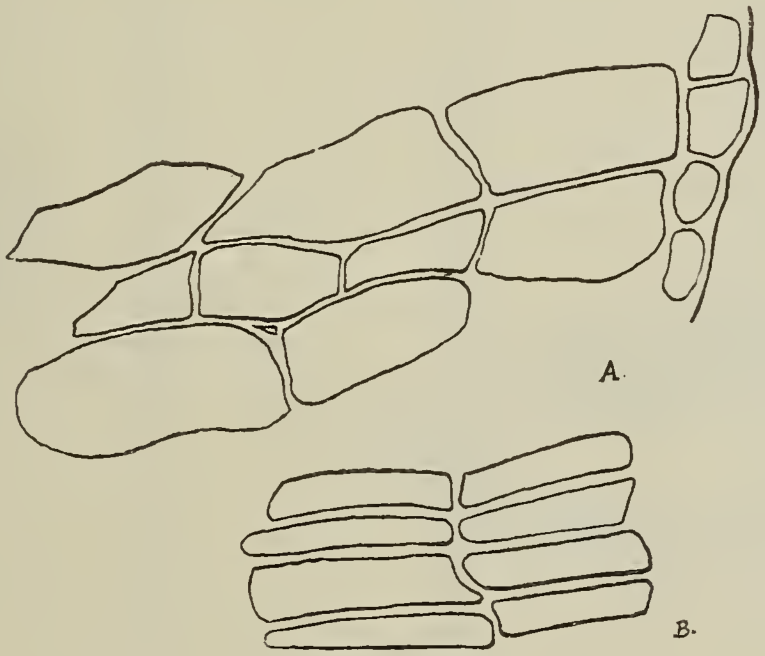


Fig. 38.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

---

[1]) Diesen Ausdruck wendet De Bary an für die Bezeichnung lebender Elemente, „deren Membranen mehr oder minder verholzt und hierdurch hart, „sklerotisch“ geworden sind“. (cf.: „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane.“ Leipzig 1877. p. 127.) — Im Moment der Spreizung der Achsen ist das „sklerotische“ Gewebe mit Stärke angefüllt, welche aber trotzdem am reichlichsten in der speziellen Plaste des Parenchymgewebes vorhanden ist, worüber weiter unten noch besonders die Rede sein wird.

Sobald der Blütenstand abgeblüht hat, schrumpfen die Polster zusammen (Fig. 39, *D*), das Gewebe vertrocknet und zerreißt stellenweise, alle Seitenachsen des Blütenstandes aber bewegen sich, wie wir bereits gesehen haben, nach aufwärts zurück und nehmen beinahe wieder ihre anfängliche „Jugendstellung“ an (Fig. 40, *D*), wodurch sie deutlich sichtbar die Rolle erscheinen lassen, welche

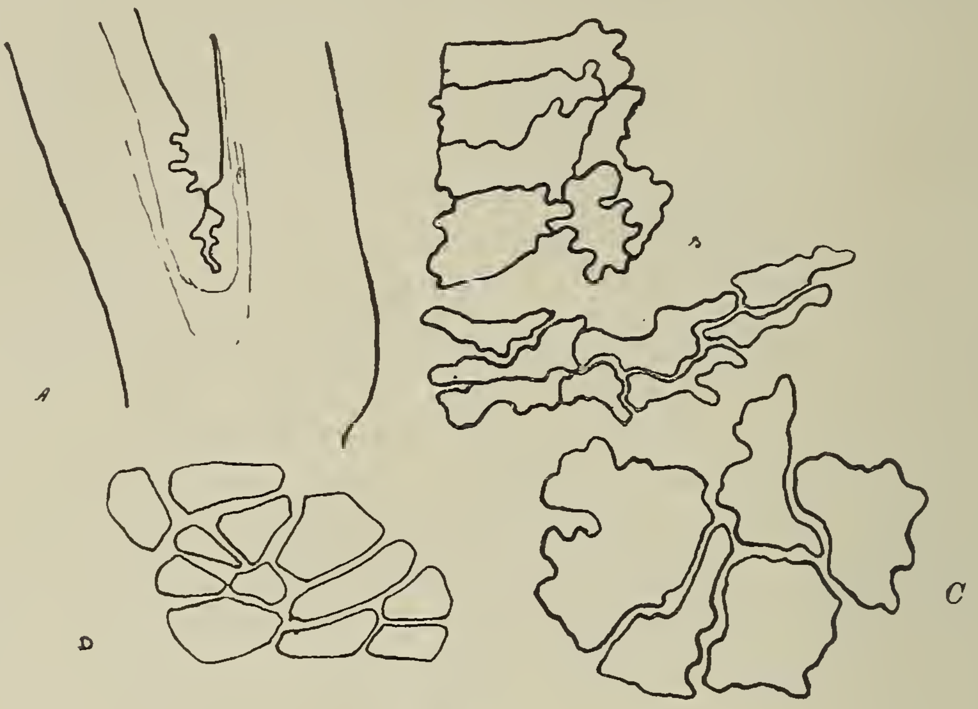


Fig. 39.
Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.

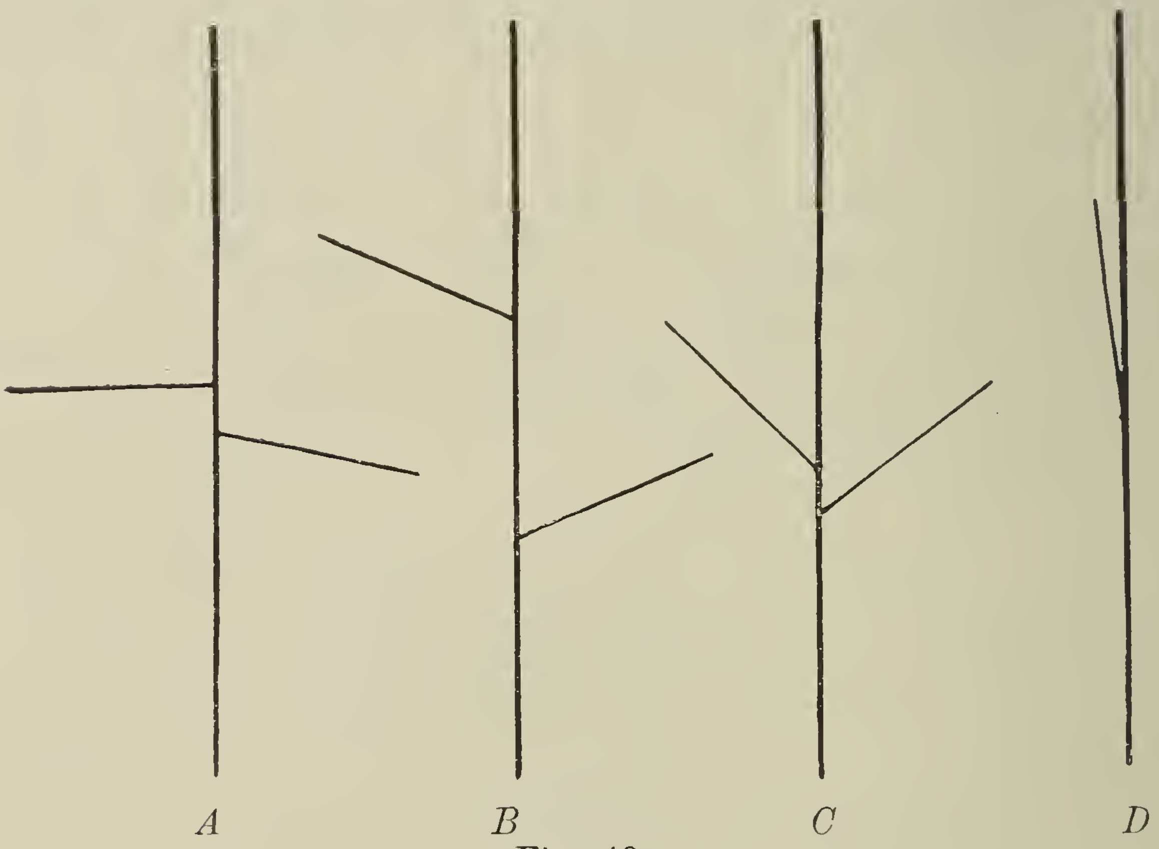


Fig. 40.
Einige Triebe von *Dactylis glomerata* in verschiedenen Entwicklungsstadien:
A. Während der Blüte am 2. August 1908.
B. Nach der Blüte am 7. August 1908.
C. Nach der Blüte am 10. August 1908.
D. Nach der Blüte am 13. September 1908.

die nodialen Polster spielen. Die Zellmembrane des zusammengekrümmten Bewegungsgewebes (Fig. 39, *A*) sind sowohl im Längsschnitte (Fig. 39, *B*), als auch in ihrem Querschnitte (Fig. 39, *C*) auf die wunderlichste Weise wellenförmig gebogen; sie besitzen keinen lebenden Zellinhalt, wie solcher noch vor kurzem die Möglichkeit einer intensiven Ausführung der Spreizungsarbeit bewirkte.

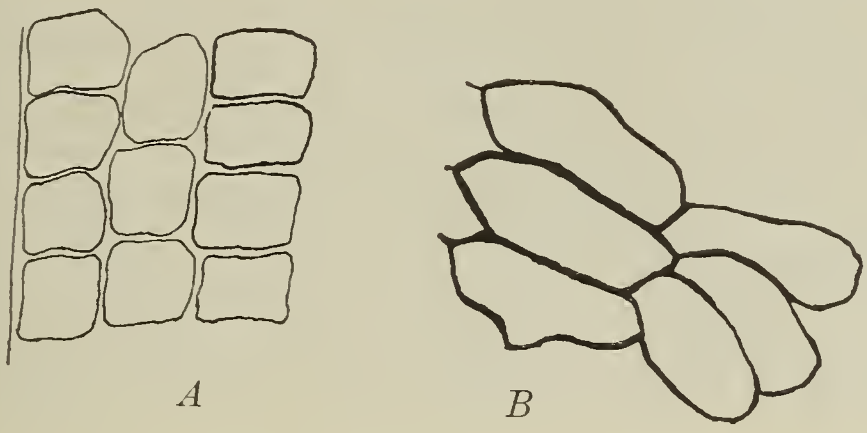


Fig. 41.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Aber nicht überall verlieren die Zellen des Bewegungsparenchyms so schnell ihre Lebensfähigkeit, denn in der Umgebung des sklerotischen Ringes bleiben sie noch lange lebendig, indem sie, wenn auch nicht ihre ursprüngliche, so doch zum mindesten eine sehr ähnliche Form und Lagerung beibehalten[1]) (Fig. 39, *D*). Was den wellenförmig gekrümmten Stengelteil auf der andern Seite des Polsters anbetrifft, so kann man sich bei seiner Aufrichtung davon überzeugen, daß er aus Zellen besteht, die sich ein wenig von denen der höher liegenden Teile der Achse unterscheiden, denn die Elemente dieses Teiles der Astes erscheinen im Längsschnitte desselben länger

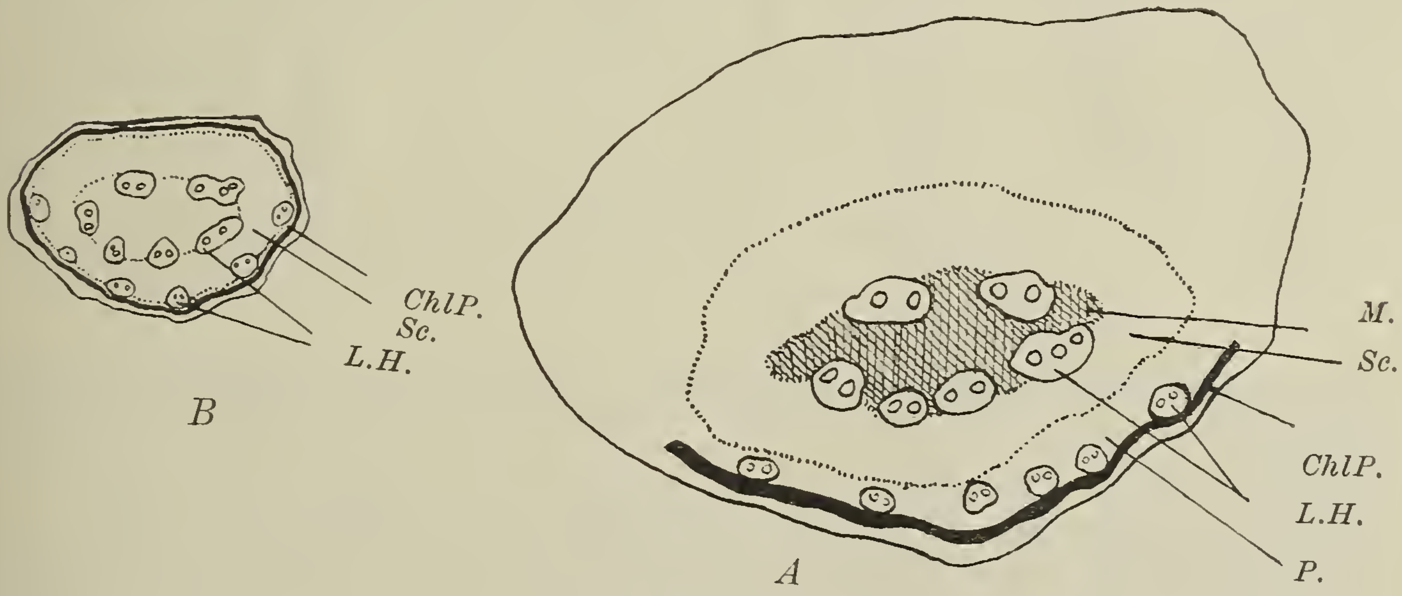


Fig. 42.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Obj. No. 6.)

---

[1]) Vergl. die Lagerung der Zellen in den Knoten des Strohhalmes, wo die keilförmige Verbindung der Zellen der vertrockneten Gewebe geradezu charakteristisch ist.

und greifen keilförmig ineinander (Fig. 41, *B*), während die höher liegenden mehr oder weniger gleichseitig sind¹) (Fig. 41, *A*).

Wenn wir uns nun die Frage stellen, welcher Art die Beziehung des Polsters¹) zu den übrigen histologischen Elementen des damit versehenen Teiles des Astes ist, so erhalten wir im Querschnitt folgendes Bild (Fig. 42, *A*):

Um das ziemlich dickwandige, von zahlreichen Interzellularräumen durchbrochene Mark herum sind die Fasergefäßbündel mit ihren Scheiden gelagert. Außerhalb der Leitbündel erstreckt sich in einem weiten Ringe das Sklerenchymgewebe, welches aus mehr oder weniger verholzten Elementen besteht²), deren Umfang um so größer ist, je näher sie sich einerseits dem Parenchym des Polsters, andererseits dem Gewebe befinden, in welches die äußeren Fasergefäßbündel eingebettet liegen. Hierauf folgt ein ungewöhnlich chlorophyllreiches Parenchymband, das von der Epidermis durch eine oder zwei Schichten keilförmig miteinander verbundener Zellen abgegrenzt wird (Fig. 41, *B*.) Was die Epidermis anbetrifft, welcher in vielen Fällen³) eine besonders hervorragende Rolle bei der mit Hülfe des Polsters ausgeführten Bewegung der Achsen zugeschrieben wird, so zeigt dieselbe hier, wie wir weiter unten sehen werden, im Vergleiche zu andern Gräsern gewisse besondere Eigentümlichkeiten.

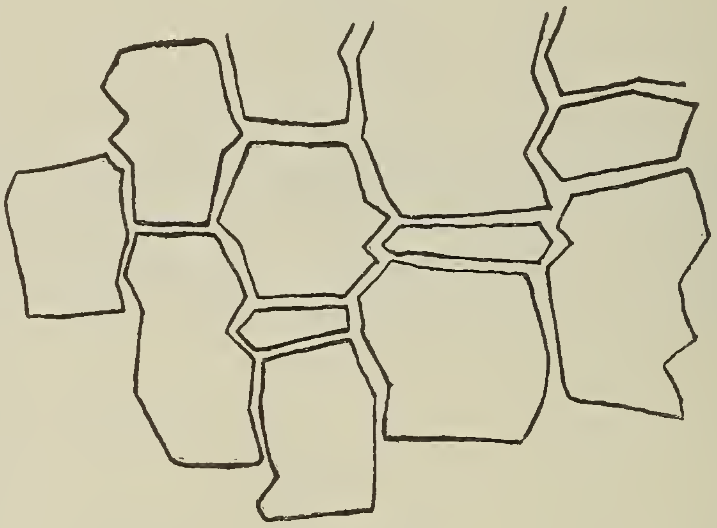


Fig. 43.

(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 6.)

Sie ist aus regelmäßigen Reihen dickwandiger Elemente zusammengesetzt (Fig. 43) mit zickzackförmigen Membranen, welche mit Kiesel inkrustiert sind. Die sich reihenweise erstreckenden Zellen kommen in verschiedener Größe und Form vor; am häufigsten

---

[1] Maße in Ziffern führe ich nicht erst an, da die Figuren uns ein bereits völlig deutliches Bild in dieser Beziehung geben.

[2] Nach De Bary müßte man es „sklerotisch“ nennen. (Vgl. weiter oben.)

[3] Wenn der ganze Vorgang vom Turgor abhängig ist.

aber ist der Fall, daß auf ein oder zwei große, oder besser gesagt, hohe Elemente ein niedriges, flaches folgt (Fig. 43.)

Spaltöffnungen besitzt die Epidermis des Polsters überhaupt nicht.

Poa alpina L. var. **vivipara.**

Die Gattung *Poa* ist durch alle gemäßigten und kalten Klimate verbreitet und außerordentlich reichhaltig an Arten.

Ihr Blütenstand besteht wie bekannt aus 2—6 blütigen Ährchen, welche nach den Worten Goebels „in meist lockerer, selten ährenförmiger Rispe, welche in ihren Jugendstadien einseitig dorsiventral sind", vereinigt sind. Diese Dorsiventralität verschwindet bei einigen Poaarten mit der Zeit mehr oder weniger, während sie sich bei anderen im Gegenteile noch mehr steigert.[1]

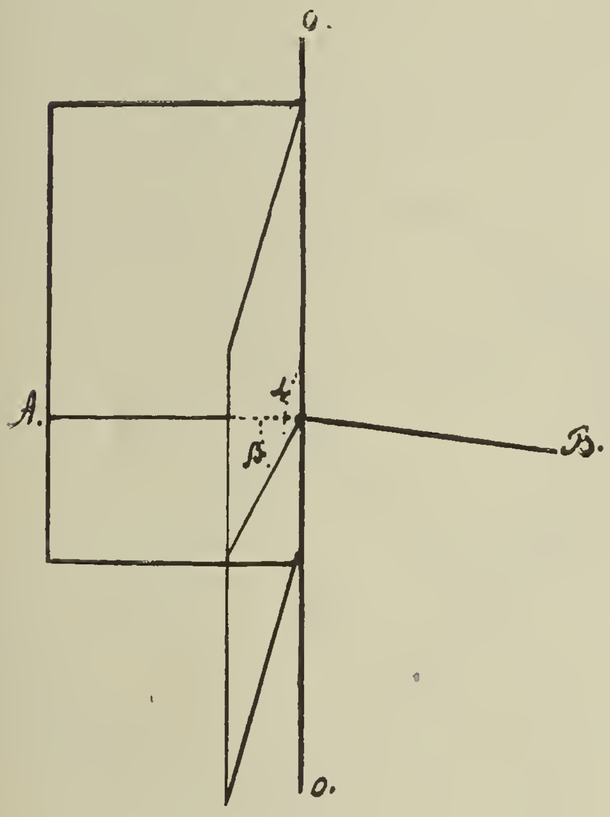


Fig. 44.

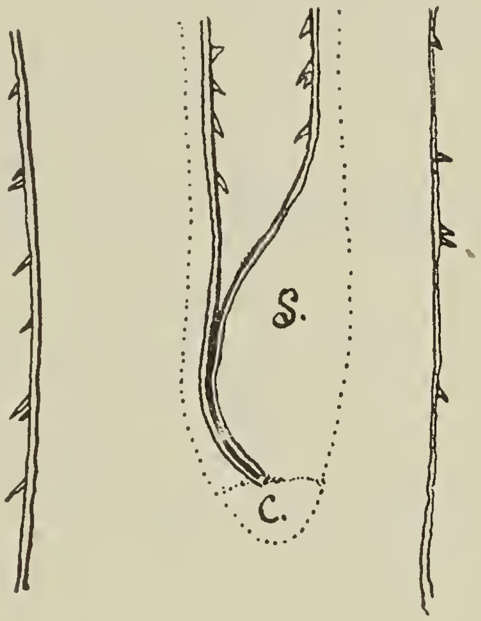


Fig. 45.
(Schematisch.)

Bei *Poa alpina* L. v. *vivipara* bewirken die ausgezeichnet deutlich ausgebildeten Gewebepolster die Spreizung der Achsen der oberen Reihen von der Hauptachse und zugleich eine Divergenz der seitlichen Blütenäste voneinander; mit andern Worten, die Arbeit des Bewegungspolsters läßt sich im allereinfachsten Falle durch zwei Winkel bestimmen. Der eine dieser Winkel (α) zeigt die definitive oder maximale Spreizung der Seitenachse in der Perpendikularebene, der andere (β) dieselbe Spreizung in der Horizontalebene. (Fig. 44.)

Die Gewebepolster, mit welchen bei dieser Pflanze ausschließlich nur die Seitenachsen des Blütenstandes ausgerüstet sind (Fig. 45), bestehen im bereits völlig ausgebildeten Zustande aus mehreren

---

[1] cf. Goebel, l. c. p. 2.

(8—10) Reihen von außerordentlich regelmäßig gelagerten Zellen. Ihre zelluloseartigen — (ChlZnJ reagiert fast augenblicklich) — verhältnismäßig dicken Wände sind von einer großen Anzahl linsenförmiger einfacher Poren durchbrochen, welche mit ganz besonderer

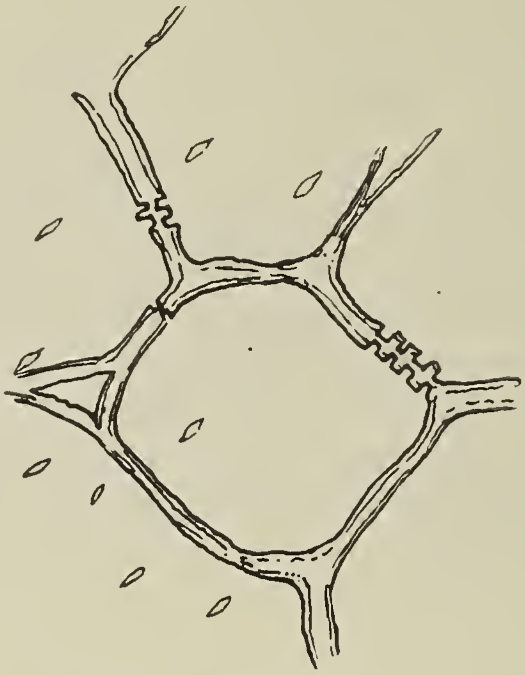


Fig. 46. (Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul.-Microm. No. 6.)

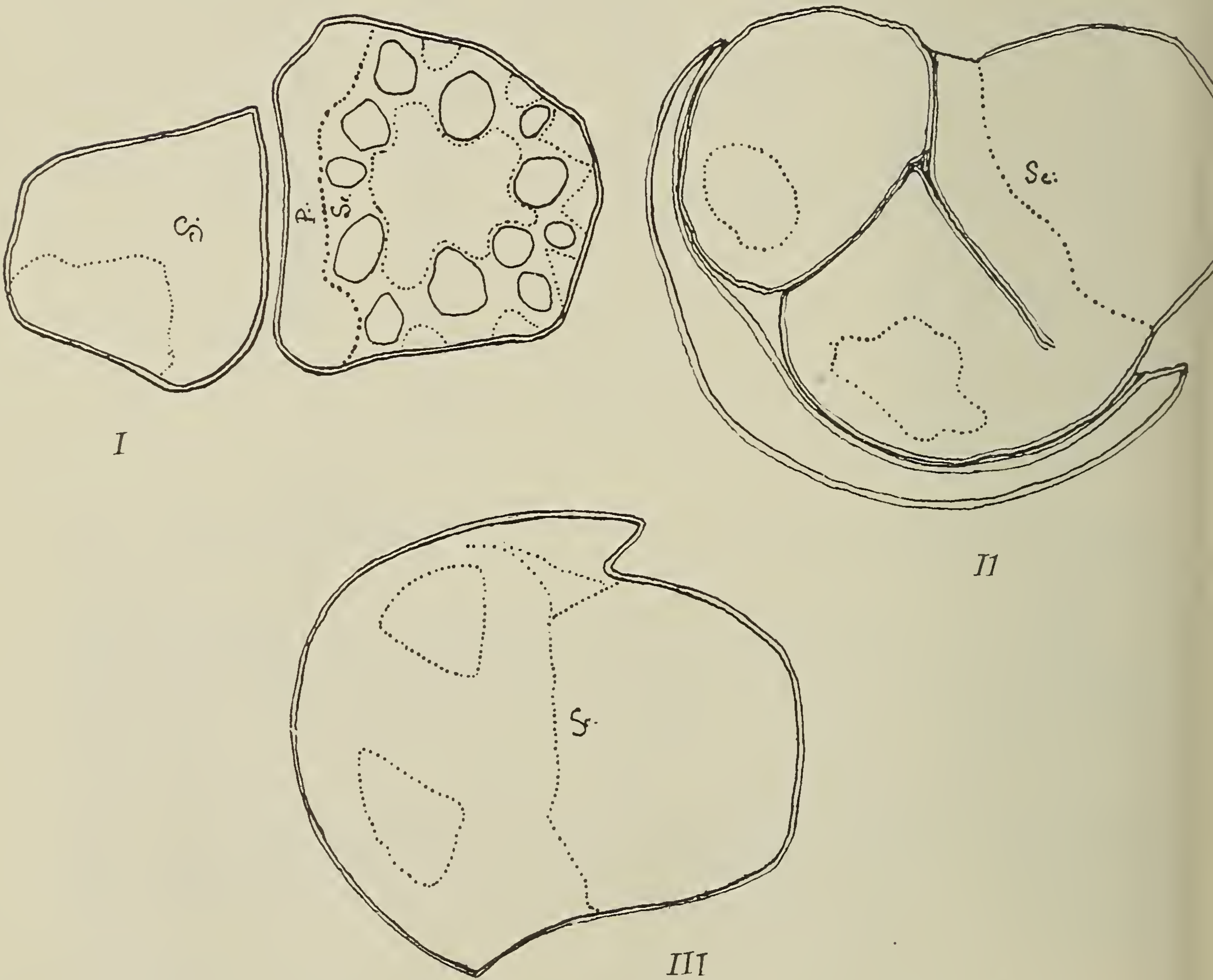


Fig. 47.
Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Hauptachse und die Seitentriebe.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Deutlichkeit an den Querschnitten der Gewebe des Polsters wahrnehmbar sind (Fig. 46.)[1])

Große Interzellularräume trennen die Gewebeelemente voneinander, welch letztere eine außerordentlich geringe Quantität von Chlorophyll enthalten, von dem um so weniger vorhanden ist, je näher die Zellen an der Basis des Knotens liegen, dessen Bewegungsgewebe (Fig. 47, *I* u. *II*, *S*) sich mit dem Parenchym der Hauptachse (Fig. 47, *I* u. *II*, *P*) zu einer gemeinsamen Masse von ebenfalls porösen Collenchymelementen verbindet.

An den Achsen der oberen Reihen sind die Bewegungspolster, wenn nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich wiederum an den n + 1 Verzweigungen entwickelt und zwar um so schwächer, je höher die Reihe liegt, welcher die sie hervorbringende Achse angehört. In diesem letzteren Falle jedoch verdanken ihr beide Achsen ihre Bewegung, d. h. diese Bewegung ist hier noch komplizierter als diejenige, welche wir weiter oben bereits als ihr allereinfachstes Beispiel erwähnt haben. Auf diese Weise erlangt bei entsprechender Entwickelung und Tätigkeit der Gewebepolster die Rispe von *Poa vivipara* zur Blütezeit eine außergewöhnlich charakteristische gespreizte Form.

Poa pratensis L.

Wie Figur 48 zeigt, wiederholt sich hier im allgemeinen genau dasselbe Verhältnis, wie wir solches bei der vorangegangenen Art gefunden haben.

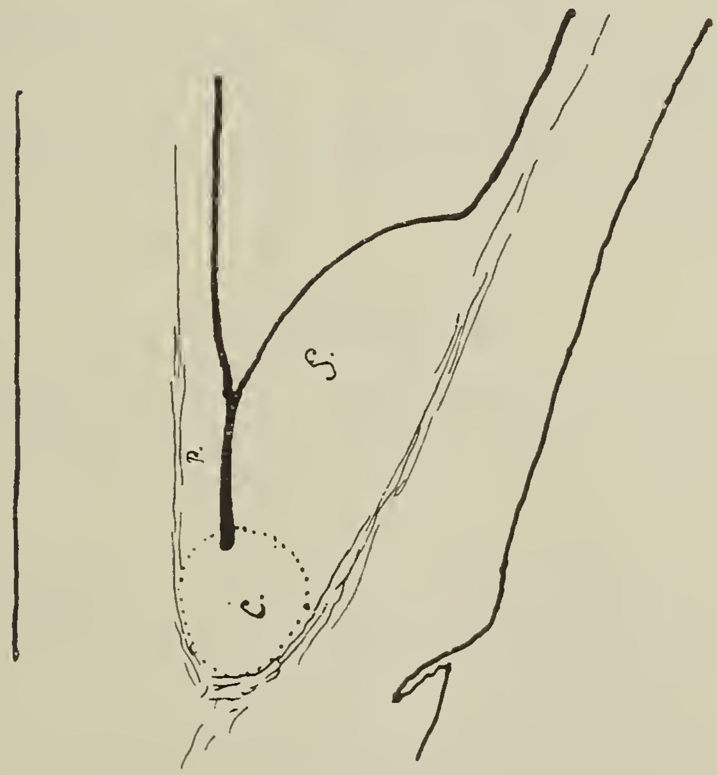


Fig. 48. (Gez. mit Zeiß Obj. A² u. Ocul. No. 3.)

---

[1]) M. Moebius beschreibt ein gleichartiges Gewebe an den Gliederknoten von *Amicia Zygomeris* DC. (cf. l. c. p. 49); ebenso Haberlandt („Sinnesorgane im Pflanzenreich". Leipzig 1901) an den Staubfäden von *Centaurea jacea*, wo jedoch „bloß die Längswände der gestreckten Bewegungszellen verdickt und mit zahlreichen, querspaltenförmigen Tüpfeln versehen sind." Siehe auch: „Untersuchungen an Blattgelenken" von Adolf Sperlich. Jena 1907.

Etwas anders dagegen verhält sich die Sache bei

Poa sudetica Haenke.

Allerdings ist diese Spezies sowohl in Bezug auf die Anzahl der Zellen, als auch bezüglich deren Charakter an den Seitenachsen den oben angeführten Arten ähnlich, aber es sind hier außer den seitlichen Polstern auch noch solche von gleichem Bau an der Hauptachse vorhanden (Fig. 49). Unter dem Spreizungswinkel der Achsen, d. h. an der Grenze beider Polster, lagert wiederum Collenchym, welches an den beiden Anschwellungen hoch hinaufläuft (Fig. 49, *C*).

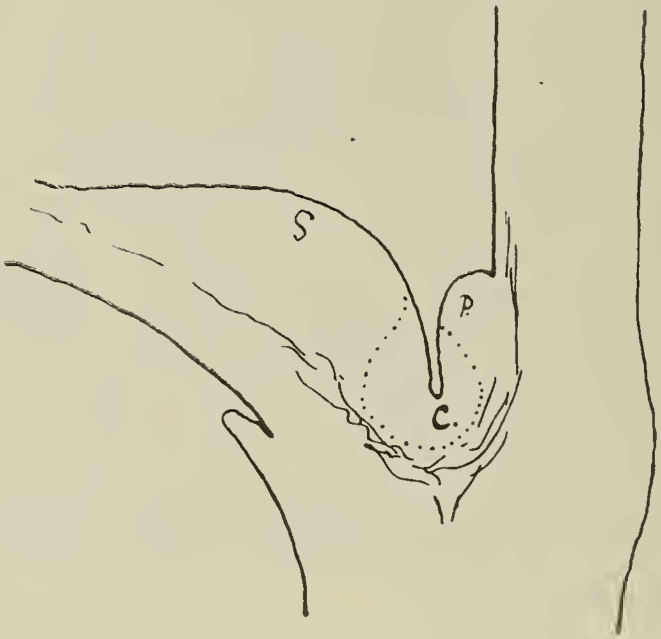


Fig. 49.
(Gez. mit Zeiß-Obj. A_2 u. Ocul. No. 3.)

Poa annua L.

Hier sind die Gewebepolster an den Seitenachsen sehr gut entwickelt (Fig. 50, *I* u. *II*) und bestehen gänzlich aus typischem Collenchym.

Das Polster ruht auf einer Platte von Sclerenchymgewebe, welches die nebeneinander lagernden Gefäßbündel umschließt. Wenn wir Querschnitte von höher an der Grenze des Polsters gelegenen Teilen betrachten, so konstatieren wir das Erscheinen des vollen sklerotischen Ringes, welcher die Insel mit dickwandigem Parenchym umgibt, um das sich die Leitbündel zu gruppieren beginnen (Fig. 50, *II*).

Wie bei allen den oben erwähnten Poaarten, so besteht auch bei *Poa annua* die Epidermis des Polsters aus polygonalen Zellen (Fig. 51), die mehr oder weniger in der Längsrichtung der Achse des ganzen Astes gestreckt sind, jedoch nicht in dem Maße, wie dies für die Epidermis der Internodialteile des Strohhalmes so charakteristisch ist.

Eine solche Differenzierung in hohe und niedrige Elemente, wie dies bei *Dactylis* der Fall ist, wird hier nicht konstatiert, dagegen besitzt auch hier sowie dort die Epidermis keine Spaltöffnungen.

Außerdem ist die Gattung *Poa* noch durch eine Eigentümlichkeit charakteristisch, nämlich durch die lange Zeitdauer der Arbeitstätigkeit der Polster, durch welche mitunter die Achsen gespreizt erhalten werden bis zum Vertrocknen des ganzen Blütenstandes. Bei *Poa trivialis* zum Beispiel beobachtete ich Achsen, welche noch zwei Monate nach dem Verblühen gespreizt waren.

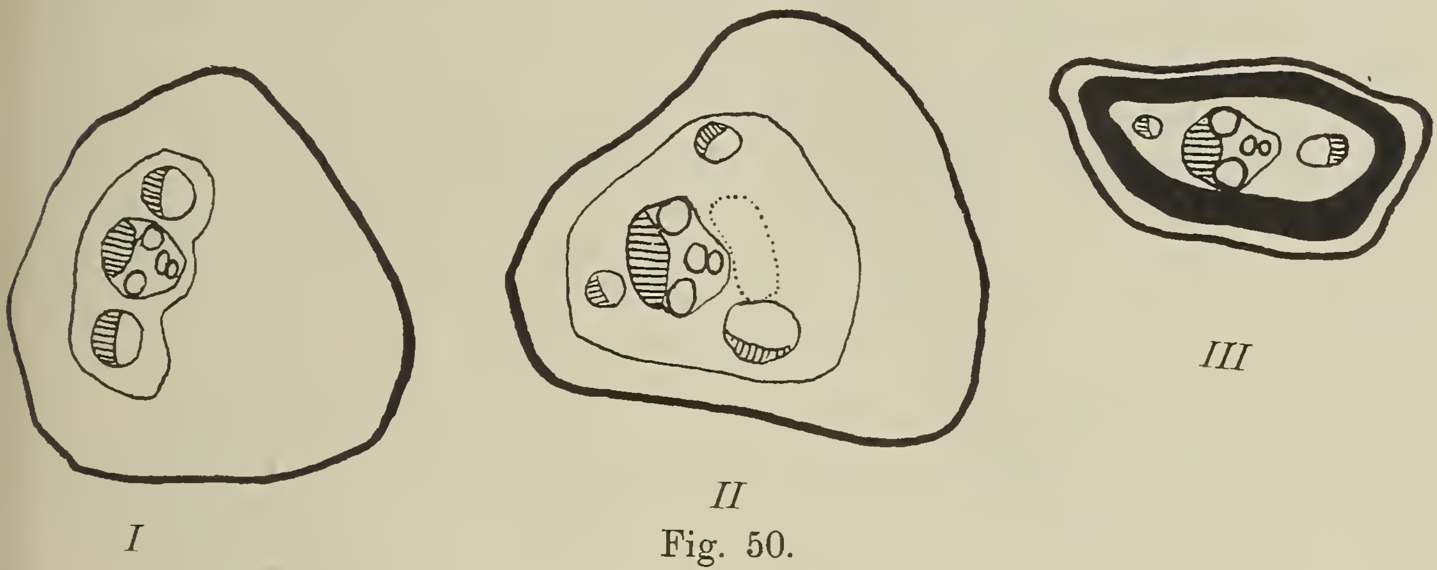


Fig. 50.
(Gez. mit Obj. Zeiß No. 3 u. Ocul. No. 6.)

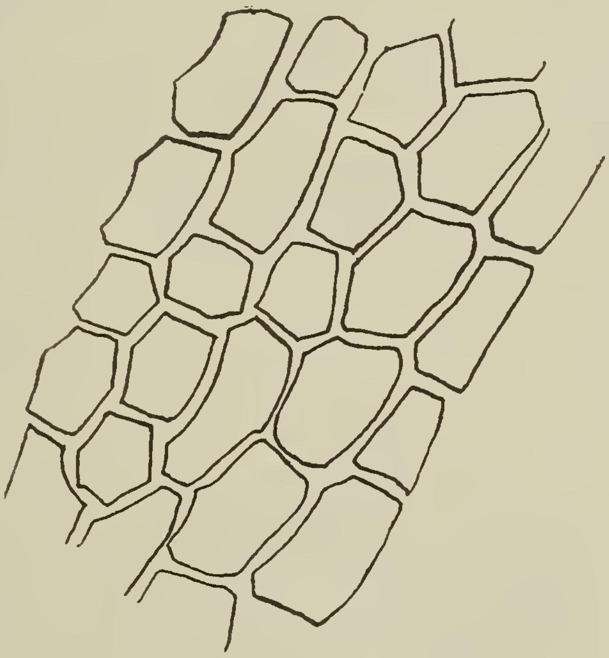


Fig. 51.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bromus arvensis L.

Diese Graminee gehört zu denjenigen Vertretern der *Festucaceae*, welche nur an den Seitenachsen Bewegungspolster besitzen (Fig. 52, *A*), von denen an der Basis des Blütenstandes, an den unteren Knoten, 4—6, an den oberen meistens je 2 vorhanden sind. Das Bewegungspolster (Fig. 52, *B*) besteht aus typischem Parenchym, dessen Zellen verhältnismäßig dicke Membrane besitzen und von zahlreichen einfachen Poren durchbrochen sind, welche die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Elementen erleichtern. Innerhalb dieser letzteren bemerkt man bei Beginn der Spreizung der Achsen nur eine unbedeutende Anzahl von Chloroplasten, deren Menge jedoch nach dem Maße der fortschreitenden Spreizung der Äste zunimmt.

Je näher der Basis des Polsters, desto dicker wird die Membran der Energiden und desto mehr wird der Charakter des ganzen Gewebes kollenchymähnlich (Fig. 52, *C*). Die Chlorophyllmenge darin ist im Vergleich mit dem höher liegenden Parenchym bedeutend geringer, dafür füllen sich die Zellen mit einer großen Menge von Stärke an, welche sich hauptsächlich in denjenigen Energiden ansammelt, die sich unmittelbar unter dem Spreizungsknoten befinden (Fig. 52, *D*).

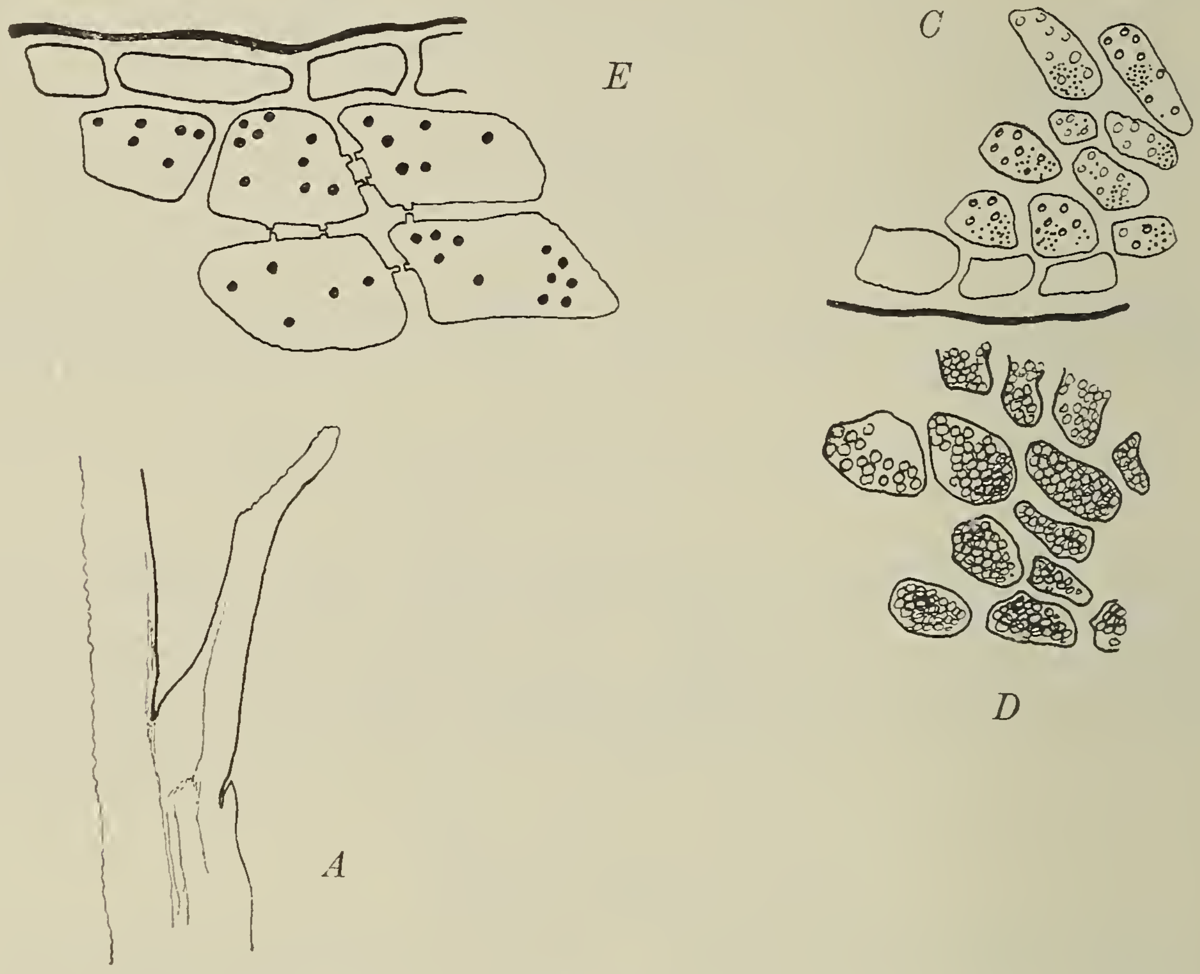


Fig. 52.
(Fig. *A* gez. mit Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3; Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. 6; Fig. *C*, *D* u. *E* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Die Parenchymelemente des Polstergewebes sind merkwürdig durch die außergewöhnlich große Anzahl von feinen Eiweiß-Proteosombildungen, die eine schnelle Molekularbewegung besitzen. Die Zunahme der Anzahl derselben in während längerer Zeit unter Wasser beobachteten Schnitten zeugt von der ungewöhnlichen Empfänglichkeit des Plasmas von *Bromus*, wie solche z. B. bei anderen Gräsern nicht bemerkt wird. (Über *Bromus secalinus* siehe weiter unten.)

Querschnitte durch die Mitte des Polsters (Fig. 126, *A*) zeigen uns, daß das Parenchym von drei Seiten eine dichte Sklerenchymmasse umgibt

(Fig. 126, *A s*), in welcher an der dem Polster entgegengesetzten Seite die Gefäßbündel gruppiert sind (Fig. 126, *A*). An der Grenze zwischen Parenchym und Sklerenchym, oder besser gesagt, an der Übergangszone des einen Gewebes in das andere bemerkt man mitunter — aber nicht immer — typisches sklerotisches Gewebe (Fig. 126, *A s I*), dessen Zellen reich an Inhalt und mit dicken, aber nicht völlig verholzten Elementen umgeben sind.

Das ganze Polster ist mit einer spaltöffnungslosen Epidermis umgeben, die aus regelmäßigen, mehr oder weniger gleichartigen Elementen besteht.

Bromus lanuginosus Poir.

Diese zweite — nicht einheimische — Spezies der Gattung *Bromus* verdanke ich dem Warschauer Botanischen Garten, wo dieses Gras im Jahre 1909 bis zum späten Herbste blühte. Ich erhielt junge Blütenstände noch gegen Ende Oktober, als bereits von Zeit zu Zeit die Nachtfröste einzutreten begannen.

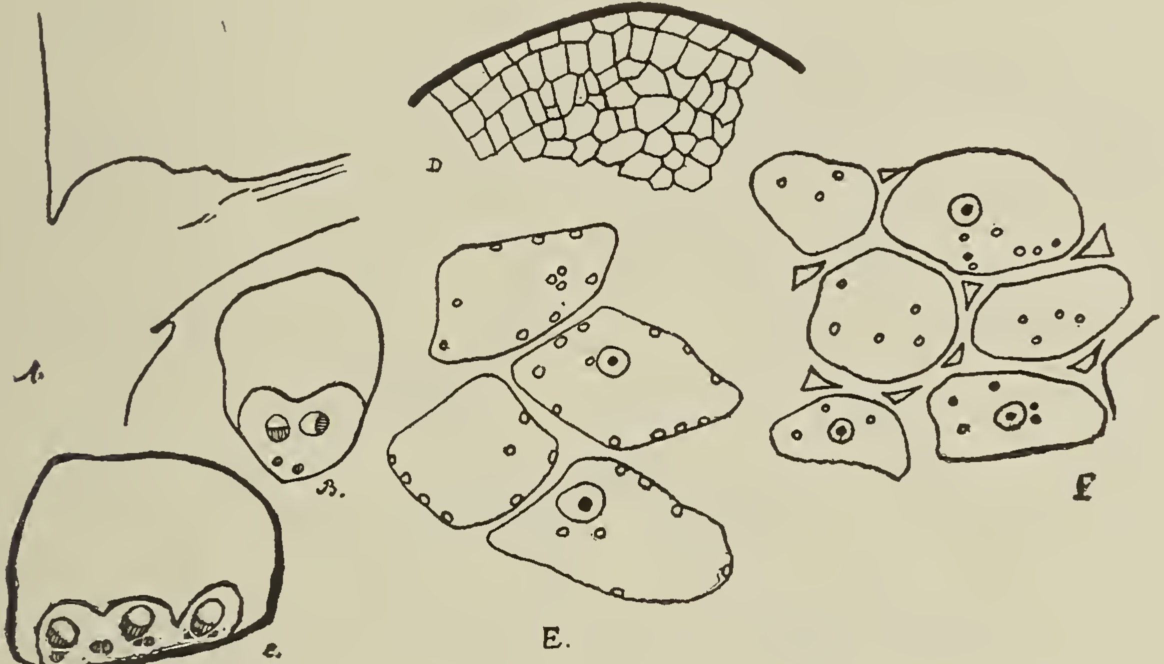


Fig. 53.
(Fig. *A*, *B* u. *C* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6. Fig. *D* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6. Fig. *E* u. *F* gez. mit Obj. Leitz u. Ocul. No. 6.)

Die reichen Blütenstände dieses Grases sind ebenfalls nur an den Seitenachsen mit großen, deutlich sichtbaren Polstern versehen (Fig. 53, *A* und *B*), wobei sehr häufig sich deren mehrere zu einem einzigen verschmelzen. (Fig. 53, *C* stellt die Polster zweier benachbarter Achsen im Querschnitte dar.)

In der Längsrichtung dieses Organes, in den äußeren Teilen desselben, sind — während des Höhepunktes der Tätigkeit — die Zellen regelmäßig gelagert; tiefer hinein verschwindet diese Regelmäßigkeit (Fig. 53, *D*). Die Elemente der turgeszierenden Gewebe sind mit großen, ohne jegliche Färbung deutlich sichtbaren Zellkernen und einer bedeutenden Anzahl von Chlorophyllkörnern versehen, welche in dem primordialen Protoplasmaschlauche eingestreut liegen (Fig. 53, *E* und *F*). Im Querschnitte erscheinen die Elemente des Polsters in den meisten Fällen von ovaler Form (Fig. 53, *F*) und sind von verhältnismäßig dicken Membranen umgeben, welche an den Berührungspunkten mehrerer Zellen stets große Interzellularräume zeigen (Fig. 53, *F*).

Bei *Bromus lanuginosus* scheint die Anzahl der Elemente des Polsters mit der Zeit allmählich zu wachsen. Wenigstens läßt sich so urteilen nach der Zahl der Zellen in der Längs- und Querrichtung. Bei jungen, noch in der Blattscheide sitzenden Achsen beträgt die Anzahl der Reihen der Energide des Bewegungsgewebes in der Richtung des Radius des Organes acht, in den Polstern von bereits vollständig abgespreizten Ästen schwankt sie zwischen 14—16.

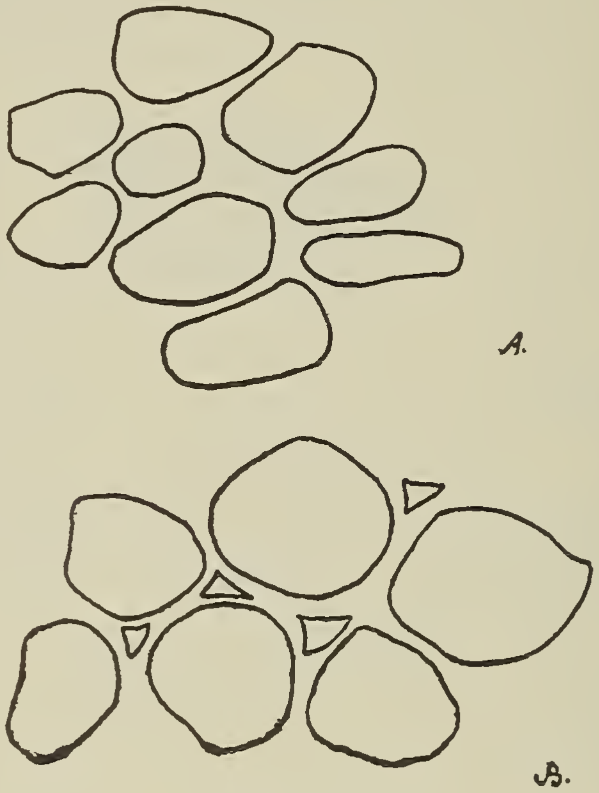


Fig. 54.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Mic.-Ocul. No. 6.)

Aber nicht nur die Anzahl der Elemente ist eine veränderliche, sondern, wie bei andern Gramineen, verändert sich hier in gleicher Weise auch die Größe und ebenso auch die Form der Zellen des ganzen Gewebes. In den noch zusammengefalteten Achsen sind die Energide im Querschnitte in der Radialrichtung der Achse ausgestreckt (Fig. 54, *A*); in den gespreizten Blütenständen zeigen sie mehr oder weniger abgerundete Konturen (Fig. 54, *B*). In diesem letzteren Falle treten auch die Interzellularräume deutlich hervor, welche vorher nicht wahrnehmbar waren.

Das ganze Polster ist mit einer spaltöffnungslosen Epidermis umgeben, deren Elemente im allgemeinen ein gleiches Aussehen zeigen: sie sind kurz und vierkantig (Fig. 55), erstrecken sich in regelmäßigen Reihen und sind mit außerordentlich dicken äußeren Membranen versehen.

Bei den selbständigen Polstern ist der äußere Umriß im Querschnitte mehr oder weniger symmetrisch (Fig. 53, *B*); bei den miteinander verwachsenen (Fig. 53, *C*) ist der Querschnitt assymmetrisch, denn das Polster ist an der Seite, an welcher die Verwachsung erfolgte, vorgewölbt.

Die ganze Masse des Polsterparenchyms lagert auf dem oben herzförmig ausgebuchteten Sklerenchym (Fig. 53, *B*), welches mit der entgegengesetzten Seite unmittelbar an die Epidermis angrenzt. Innerhalb des Sklerenchyms, nicht weit von der Epidermis entfernt, liegen ausschließlich nur die Leptombündel; weiter nach oben hinauf lagern die Lepto-Hadrome, welche mit ihren Gefäßpartien in die Ausbuchtungen des mechanischen Gewebes eindringen (Fig. 53, *B* und *C*.)

Bei der Vergleichung der Querschnitte, welche von derselben Achse, nur etwas weiter ab von dem Bewegungsorgane entnommen wurden, zeigt sich, daß sich das Sklerenchym beträchtlich nach vorn bewegt, d. h. es nimmt die Stelle des Parenchyms ein, welches, indem es beinahe rund herum die verholzten Elemente umfaßt, sich mit einer Menge luftführender Höhlungen anfüllt. Die Gefäßbündel rücken nach dem Zentrum der Achse vor, während die Leptominseln an den Seiten des Sklerenchyms in flachen Ausbuchtungen des letzteren gelagert sind, welche in das chlorophyllführende Parenchym hineinragen (Fig. 56).

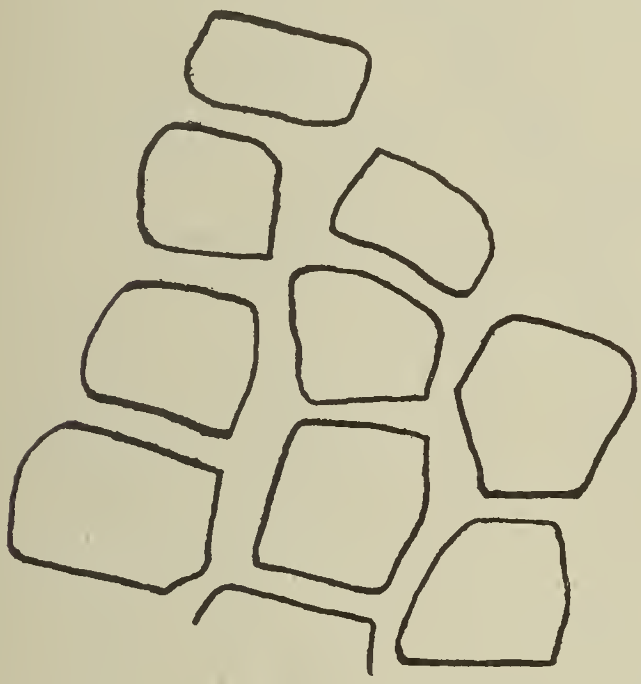


Fig. 55.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 6.)

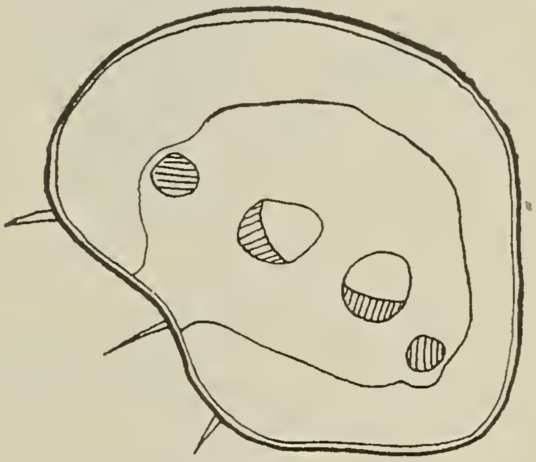


Fig. 56.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Oc. No. 6.)

Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, steht das Sklerenchym durch einen engen, halsförmigen Streifen an der unteren (ventralen) Seite der Achse mit der Epidermis in Verbindung, deren Oberfläche auf dieser Seite des Astes mit spärlichen, einzelligen Härchen besetzt ist.

Arundo Donax L.

Das im Vergleiche zu anderen Gramineen, seinen Dimensionen nach kolossale, im Höhepunkt seiner Tätigkeitsperiode dunkelrot gefärbte Polster, welches die Spreizung der mächtigen Äste des Blütenstandes bewirkt, ist bereits dann schon vorhanden und vollständig entwickelt, wenn letzterer noch tief im Inneren der Blattscheide verborgen ist (Fig. 57, *A*). Das Polster besteht in diesem Momente aus parenchymatischem, chlorophyllosem und mit großen, wandlagernden Zellkernen versehenem Gewebe mit einer großen Anzahl feiner Interzellularräume (Fig. 57, *B*). Die Zellmembrane sind dünn und zeigen vorläufig keine sichtbare Tüpfelung. Wie aus den Längs- und Querschnitten ersichtlich ist, stützt sich das Parenchym des Polsters (Fig. 57, *A* u. *C*, *S*) auf die eingekeilten Gefäßbündel, welche von collenchymatischen Elementen umgeben werden.

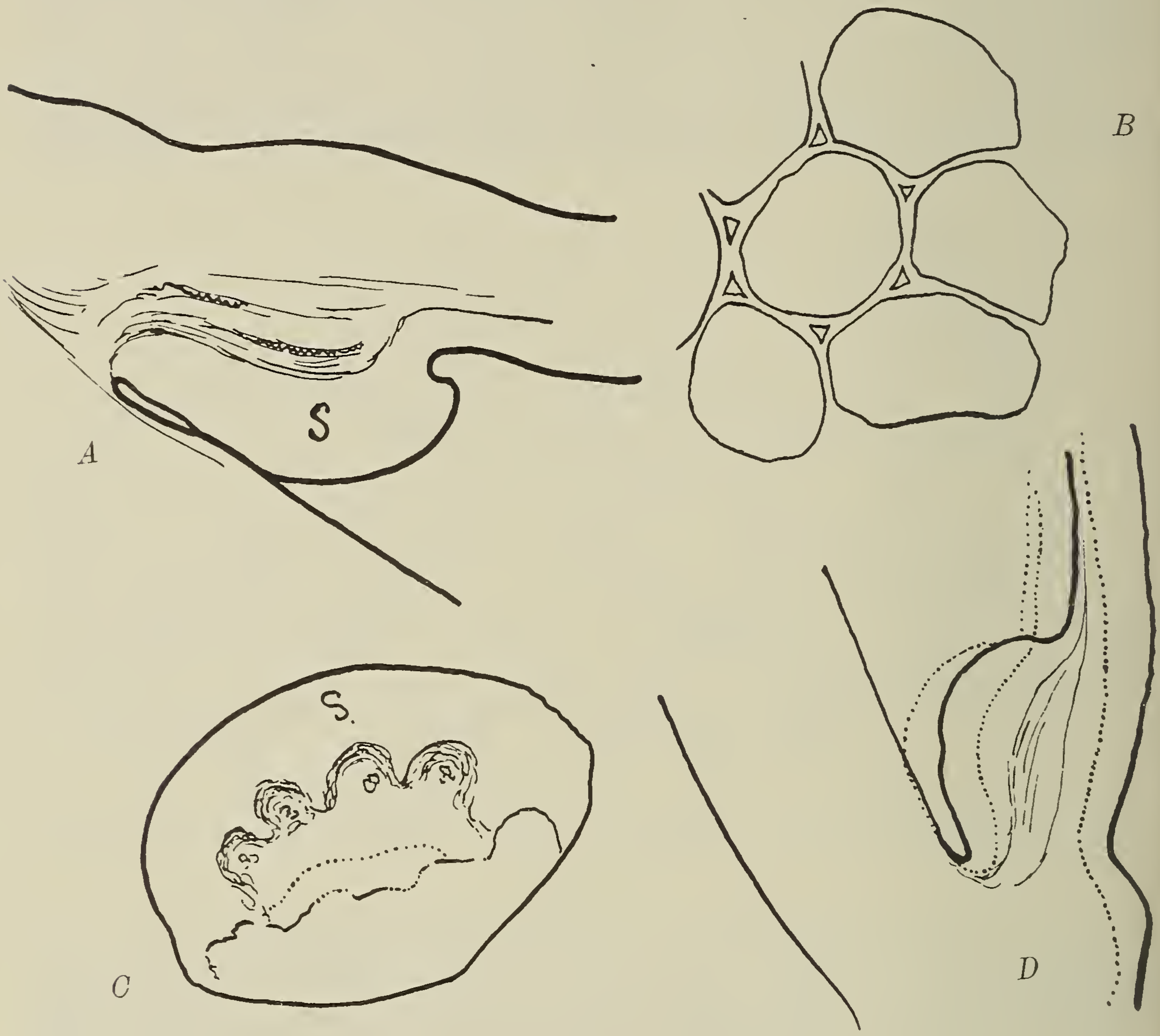


Fig. 57.

(Fig. *A*, *C* u. *D* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3;
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Diphenylamin gibt schon in dem Stadium, wenn der Blütenstand noch in der Blattscheide verborgen ist, in gewissen Fällen eine schwache Reaktion, was auf das Vorhandensein von Nitraten und Nitriten in den Zellen hinweist. Hierbei ist jedoch darauf aufmerksam zu machen, daß das genannte Reaktiv niemals bei

Arundo eine so intensive Färbung hervorruft, als dies z. B. bei *Dactylis* oder *Graphephorum* der Fall ist.[1])

Nach Ablauf der Blüteperiode bewegen sich die Verzweigungen des Blütenstandes nach aufwärts, infolge Absterbens des Bewegungspolsters, in dessen Zellen zu diesem Zeitpunkte der Zellinhalt gänzlich verschwindet, während die vertrockneten und zusammengeschrumpften Membrane eine deutliche, wenn auch ziemlich spärliche Tüpfelung erkennen lassen.

Wenn junge, noch nicht aufgeblühte Äste in absolutem Alkohol fixiert werden, so verändern sie bei ihrer Überführung in Wasser sehr schnell das Verhalten der Achsen zueinander, obgleich das Aussehen des Polsters und seiner Zellen ganz dasselbe bleibt.

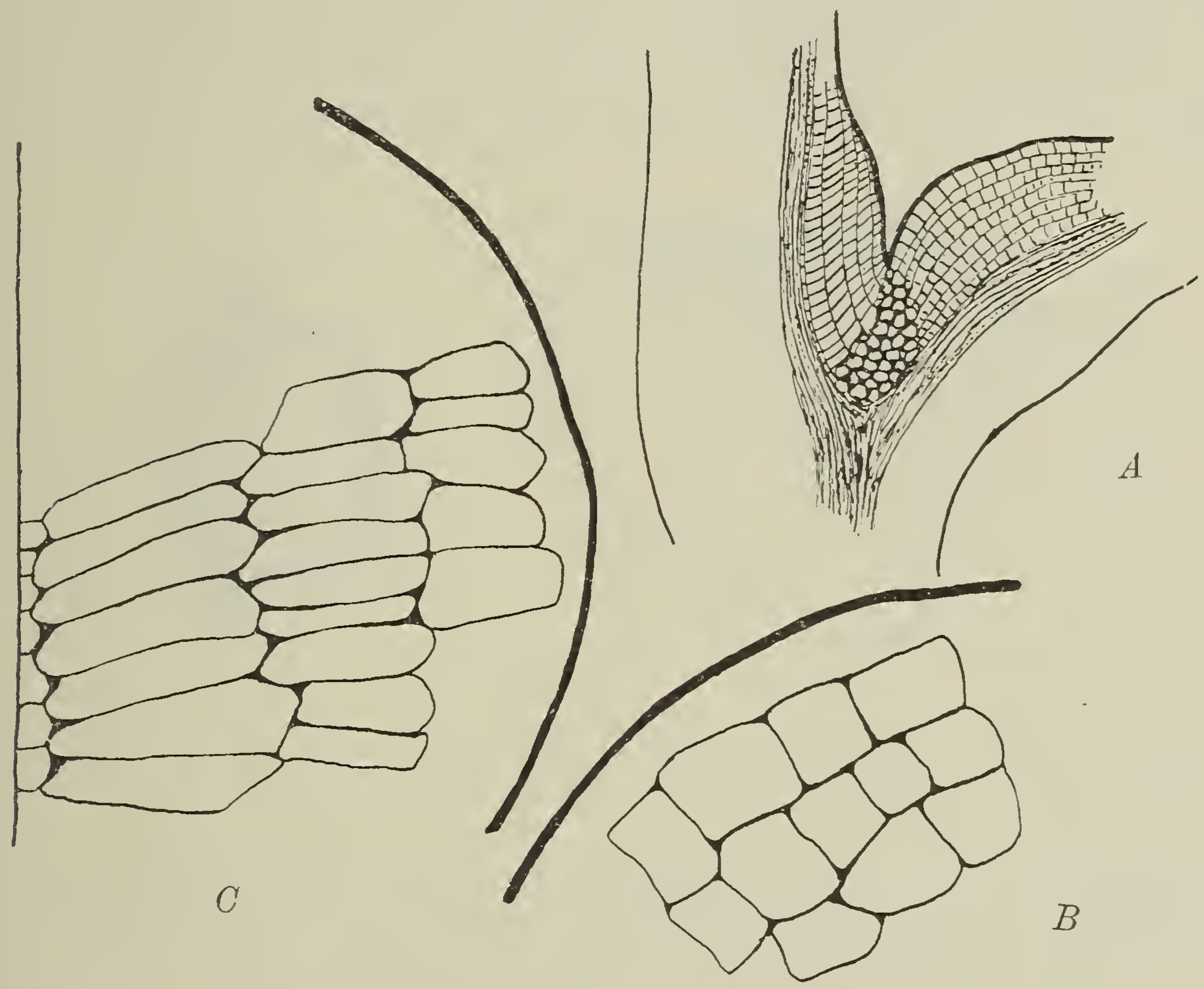


Fig. 58.

(Fig. 30, *A* schematisch; Fig. 30, *B* u. *C* gez. mit Obj. Zeiß C u. Ocul. No. 3.)

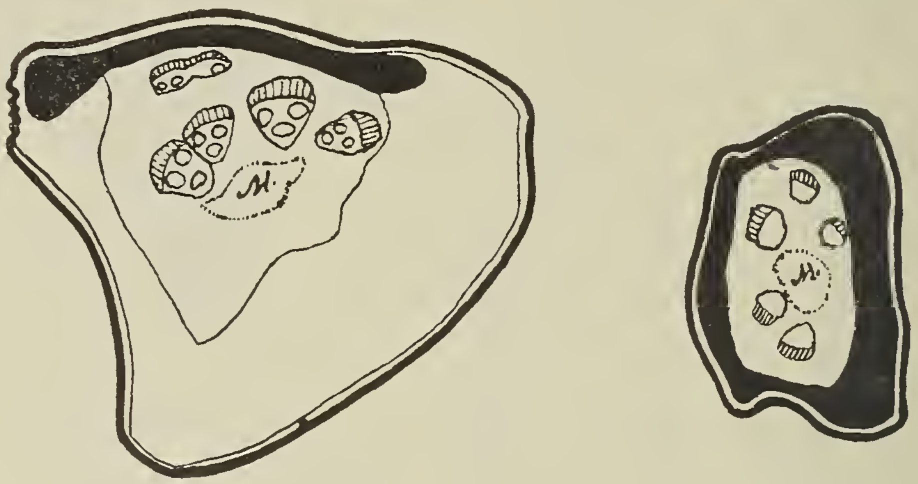
Die Äste werden unter der Einwirkung des Wassers nicht auseinandergespreizt, sondern schließen sich im Gegenteile zusammen (Fig. 57, *D*, punktierte Linie), was wiederum, wie in allen den oben angeführten Fällen, uns wenigstens bis zu einem gewissen Grade den Widerstand anzeigt, welchen das Bewegungspolster bei der Übertragung der Achsen von einer Lage in die andere zu überwinden hat.[1]

---

[1]) Wenn an noch ganz jungen Blütenständen alle Blüten abgeschnitten werden, wobei die Achse möglichst unberührt bleiben soll, so entwickeln sich die Entfaltungspolster viel schneller und kräftiger als gewöhnlich, und die Reaktion mit Diphenylamin ist viel deutlicher.

Graphephorum arundinaceum Asch.

Diese Graminee besitzt Bewegungspolster an beiden Achsen, sowohl an der Haupt-, als auch an den Nebenachsen (Fig. 58, *A*), von denen am Knoten 2—5 vorhanden zu sein pflegen. Die Lagerung der Zellen in diesen Bewegungsorganen zeichnet sich im Momente ihrer höchsten Entwickelung durch eine ungewöhnliche Regelmäßigkeit aus, infolge der Stellung der Wände der Energiden perpendikular und parallel zur Oberfläche des Polsters (Fig. 58, *B* u. *C*). Am Hauptstengel besteht das Bewegungsparenchym aus perpendikular zur Längsachse des Astes verlängerten Elementen, ähnlich wie solche Br. Dembski für Marantaceen[2]) beschrieben hat (Fig. 58, *C*). An den Seitenachsen ist es aus mehr oder weniger gleichseitigen Zellen (Fig. 58, *B*) aufgebaut, welche ein hohes, 8—9 Reihen enthaltendes Polster bilden, das, wie Figur 59, *B* zeigt, auf einem dreieckigen, sklerenchymatischen, die Leitbündel umschließenden Prisma ruht. Der zentrale Teil des Astes wird vom Marke eingenommen, während an der unteren ventralen Seite der Gliederung unterhalb des Sklerenchyms die chlorophyllführende, an die Epidermis anstoßende Parenchymplatte liegt.



A *B*

Fig. 59.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Koeleria cristata Pers.

ist ebenso, wie *Dactylis* und *Graphephorum* oder *Festuca* (vergl. weiter unten) mit Bewegungsgewebe an beiden Achsen versehen. Das Polstergewebe besteht aus Zellen, welche den entsprechenden Elementen bei *Bromus* oder *Dactylis* völlig ähnlich sind. Innerhalb der Zellen, welche an der Hauptachse in 4—5 Reihen an deren

---

[1]) cf. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 26a. 1909. Heft 10.)

[2]) l. c. p. 147 und Fig. 21 u. 23, Tab. III u. IV.

Basis entlang gelagert sind, bei den Seitenachsen aber in 7—8 Reihen, wird bei der in jungen Zellen durch eine vierprozentige Salpeterlösung hervorgerufenen Plasmolyse eine primordiale Plasmaschicht mit einer ziemlich bedeutenden Menge von Chlorophyllkörnern sichtbar; sie umschließt eine einzige große, zentrale Vakuole. Was den Gehalt an Nitraten und Nitriten anbetrifft, so reagiert Diphenylamin im Momente der Spreizung der Achsen ziemlich intensiv.

Festuca vallesiaca Schleich.

Diese Spezies, welche solche typische, einseitige Blütenstände in Form einer Rispe oder Traube besitzt, spreizt sowohl deren untere, zusammengesetzte, sowie auch die oberen einfachen Äste des Blütenstandes weit von der Hauptachse ab mit Hilfe von Polstern, die, wie soeben weiter oben erwähnt, zu beiden Seiten des Sprei-

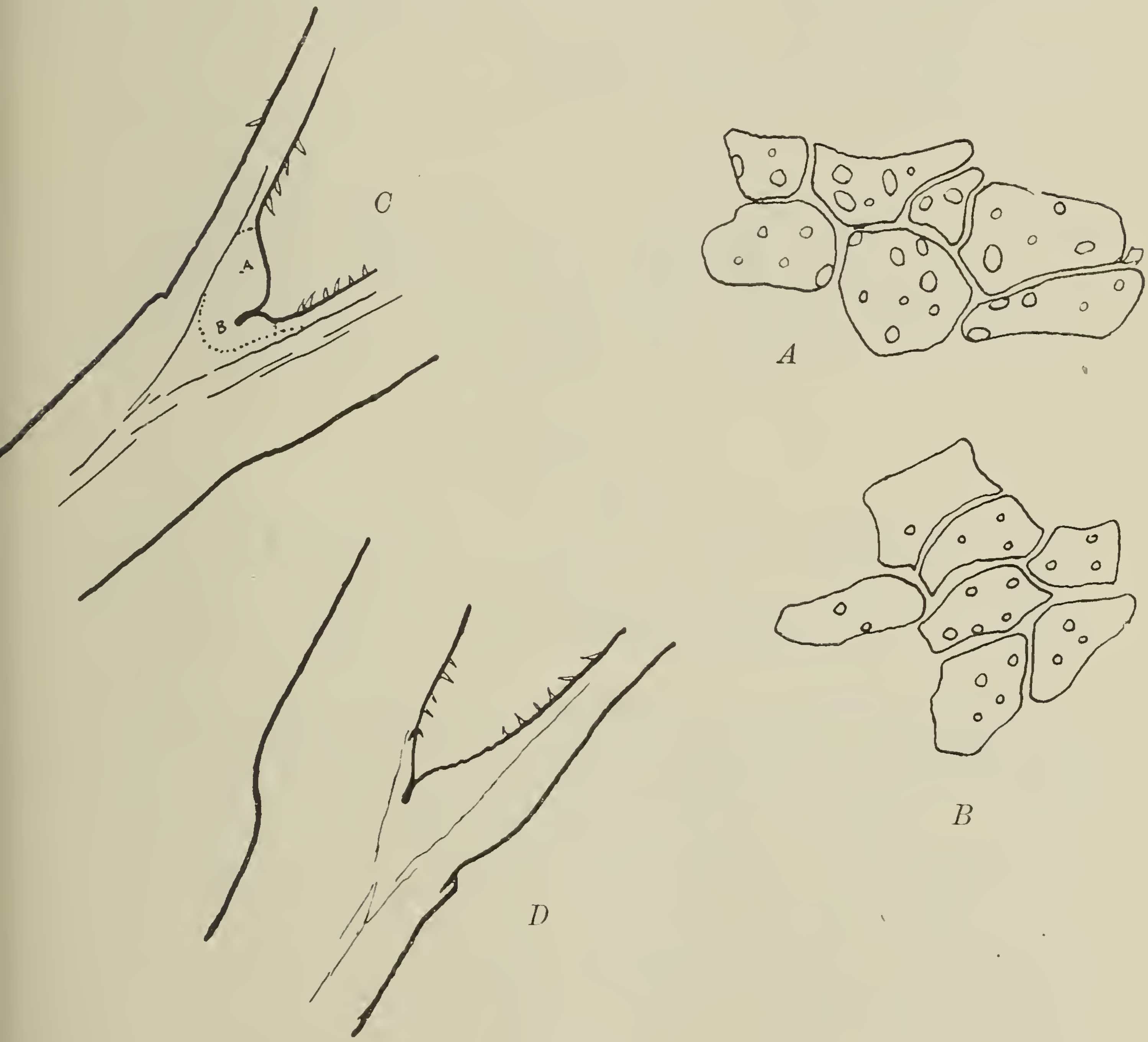
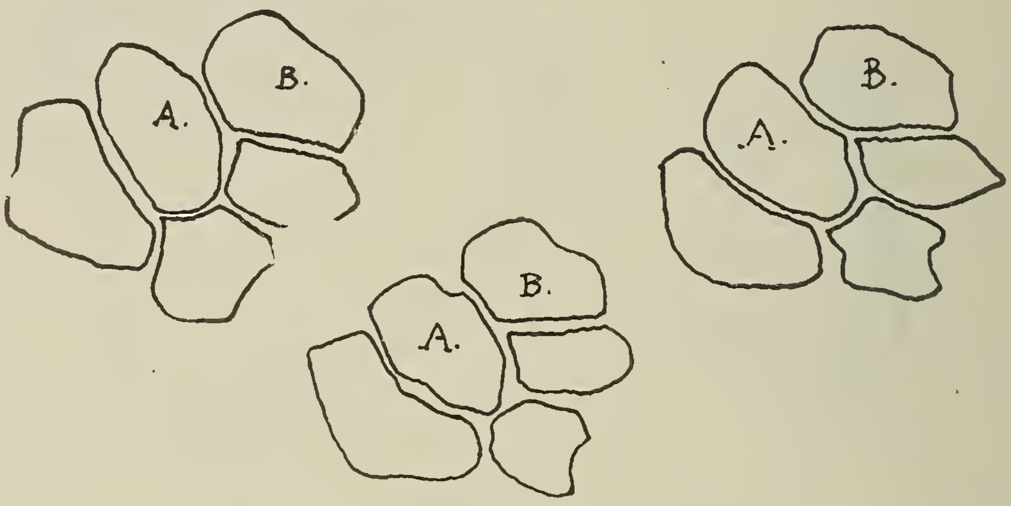


Fig. 60.
(Fig. *A* u. *B* gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3;
Fig. *C* u. *D* m. Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3.)

zungswinkels gelegen sind. An der Seitenachse (Fig. 60, *C* u. *D*) ist das Polster des Schwellgewebes bedeutend größer, als wie das ihm gegenüber an der Hauptachse des Blütenstandes liegende. Beide gehen fast unmittelbar ineinander über, denn die in der Grenzzone liegenden Zellen (Fig. 60, *B*) unterscheiden sich in nichts wesentlichem von den Elementen der Polster. Die Wände der Zellen dieser subangulären Insel sind dünn (Fig. 60, *B*), zelluloseartig, ohne hervortretende Poren; das Innere derselben ist mit Plasma und Stärkekörnern angefüllt. Dieselbe Dünnwandigkeit beobachtet man auch höher hinauf (Fig. 60, *A*), nur in noch stärker ausgedrücktem Maße. Im Innern der das Polstergewebe bildenden Zellen findet man außer Stärkekörnern noch einige ovale, verhältnismäßig große Chloroplaste (Fig. 60, *A*). Beide Bewegungsorgane treten bei starker Spreizung der Achsen in enge Berührung miteinander, wobei das Gewebe der Hauptachse sich gleichsam zahnartig in das Seitenpolster einkeilt (Fig. 60, *C*).



I. H_2O. II. Alc. III. H_2O.

Fig. 61.

(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Oc. No. 3.)

Eine sukzessive Untersuchung der Zellen des Bewegungsparenchyms in Wasser (Fig. 61, I), in Alkohol (Fig. 61, II und abermals in Wasser (Fig. 61, III) ließ in denselben keinerlei bestimmte Fähigkeiten zur Anschwellung der Zellmembrane entdecken. *Festuca vallesiaca* gehört also, hiernach zu urteilen, zu demjenigen Typus von Gräsern, welche ihre Achsen durch Turgorerhöhung spreizen, d. h. in Abhängigkeit von den vitalen Fähigkeiten der polsterbildenden Einheiten. Zur Bestätigung des eben Gesagten muß bemerkt werden, daß die nicht der Länge nach zerschnittenen, sondern im ganzen Zustande untersuchten Teile des Blütenstandes sich im Wasser sehr schnell und intensiv spreizen (Fig. 62, *B* u. *C*). Wenn dieselben Achsen in Alkohol gebracht wurden, tritt eine umgekehrte Erscheinung ein (Fig. 62, *D*); sie verläuft verhältnismäßig langsam und die Achsen nehmen erst nach Verlauf von fünf Stunden eine Lage ein, wie sie Figur 62 *D* darstellt. Dagegen bewegt sich vor unsern Augen gleichsam wie der Zeiger einer Uhr die Seitenachse wieder zurück, wenn wir den zum Experiment verwendeten Teil des Blütenstandes aus dem

Alkohol wieder in reines Wasser zurückbringen. Alsdann sind schon nach Verlauf von einer Stunde beide Achsen fast dicht nebeneinander gelagert, oder nehmen zum mindesten eine solche Lage ein, wie sie sie zu Beginn der Untersuchung inne hatten (Fig. 62, *F*). An den Längsschnitten solcher zusammengeschlossener Achsen ist zu sehen, daß das ganze Polster zusammengeschrumpft ist, ebenso wie auch die Mehrzahl der dasselbe bildenden Zellen.

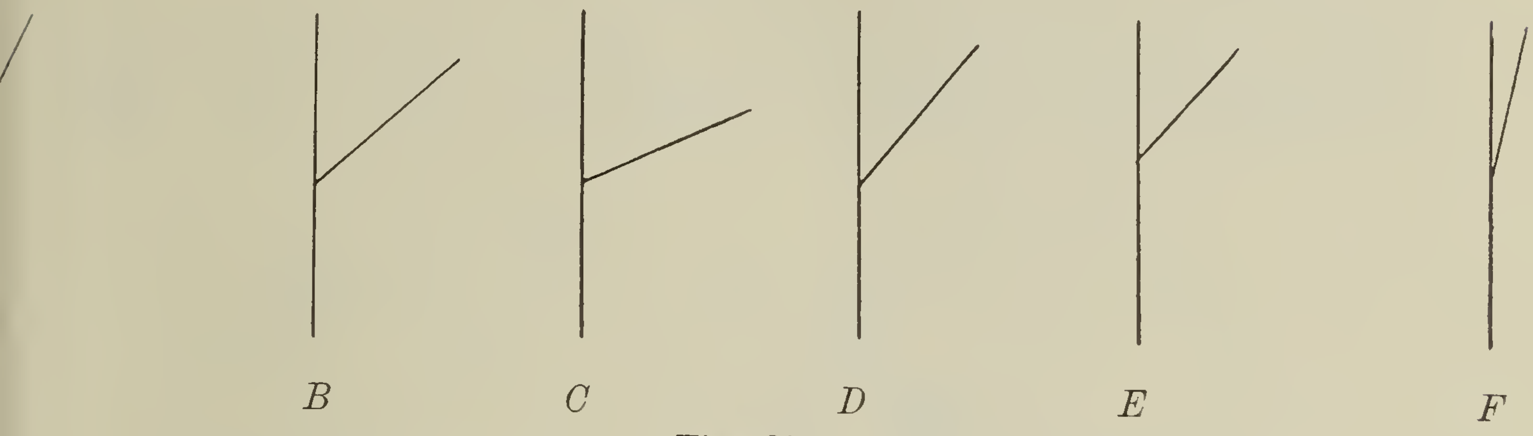


Fig. 62.

A Frisches Material. *B* In H_2O (n. 1 St.). *C* In H_2O (n. 12 St.). *D* In Alc. abs. (n. 5 St.). *E* In Alc. abs. (n. 7 St.). *F* In H_2O (n. 1 St.).

Was die spaltöffnungslose Epidermis anbelangt, so besitzt dieselbe die Haarbekleidung — welche weiter oben an den Internodien auftritt — überhaupt nicht oder fast gar nicht.

Festuca ovina L.

Diese Art unterscheidet sich durch nichts besonderes im Vergleich mit der vorerwähnten Spezies. Auch hier sind beide Achsen mit Bewegungspolstern versehen, in welchen es nicht schwierig ist, in der Längsrichtung die regelmäßige Reihenlagerung der Zellelemente wahrzunehmen.

Sogar in der Übergangszone, welche dem Aufbau ihrer Zellen nach den höher hinauf gelegenen ganz ähnlich ist, und sogar wie diese, mit einer mäßigen Anzahl von Chlorophyllkörnern versehen ist, wiederholt sich dieselbe Erscheinung.

Die Querschnitte der Polster (Fig. 63, *A*) zeigen deutlich die keilförmige Ineinanderfügung der Parenchymelementen (Fig. 63, *B*) und lassen erkennen, daß die ganze Masse des dünnwandigen Bewegungsparenchyms ohne jegliche Übergänge auf dem halbmondförmigen Sklerenchym lagert, das seinerseits wiederum unmittelbar an einer oder mehreren Stellen an die Epidermishülle anstößt (Fig. 63, *A*).

In dem aus feinen, dickwandigen, völlig verholzten Zellen bestehendem Sklerenchym (Fig. 63, *C*) sind die Gefäßbündel eingeschlossen, die in verschiedenartiger Weise zum Polsterparenchym orientiert sind, aber stets so gelagert sind, daß das Phloëm nach außerhalb des Gelenkes gerichtet ist (Fig. 63, *A*). Außer dem zentralen Komplexe der Sklerenchymelemente sind an den Seiten der dorsiventralen Achse noch Partien von genau ebensolchem Gewebe gelagert, welche in die Seitenvorsprünge des Blütenastes hineinreichen (Fig. 63, *A*, *s*), dessen Epidermis an dieser Stelle mit kleinen dickwandigen Härchen besetzt ist. Die spaltöffnungslose Oberhaut des Polsters ist in den verschiedenen Höhen von verschiedenartigem Charakter. An der Basis besteht sie aus Reihen von kleinen, dickwandigen, porenlosen Zellen (Fig. 63, *E*), deren Größe in den mittleren Teilen des Polsters zunimmt (Fig. 63, *D*). Weiter nach oben erscheint die Membran der Epidermisenergiden wellenförmig und mit Poren versehen (Fig. 63, *F*), die Zellen selbst fangen an, sich in lange und kurze Glieder zu teilen, die regelmäßig miteinander abwechseln (Fig. 63, *F*).

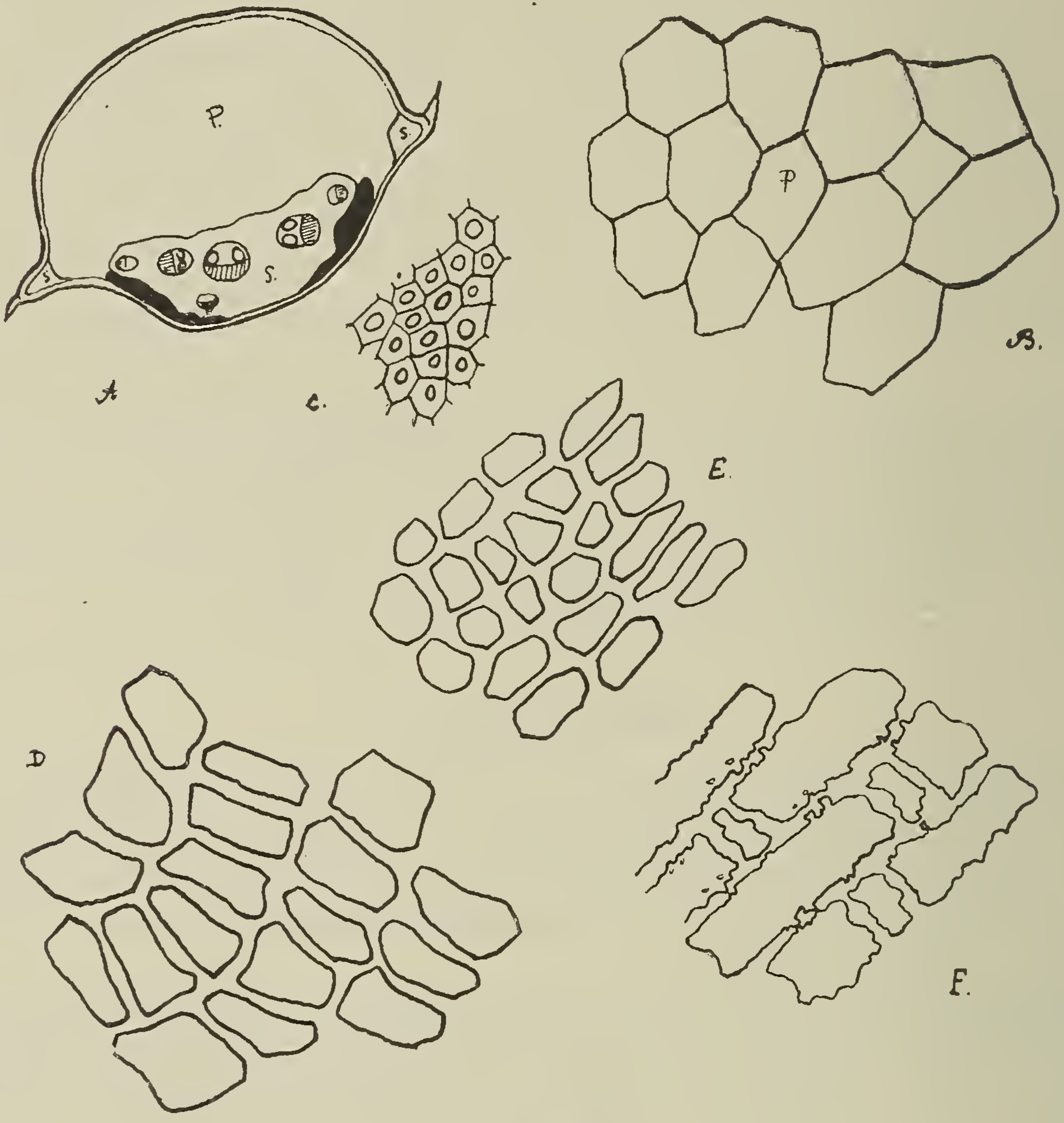


Fig. 63.
(Fig. *A* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.
Fig. *B*, *C*, *D*, *E* u. *F* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Festuca rubra* ist der Charakter der Schwellgewebe genau derselbe wie bei den obenerwähnten Arten; bei *Festuca glauca* dagegen besteht das Polster aus kollenchymatischem Parenchym, welches den Sklerenchymring umfaßt (vergl. weiter unten). —

Briza media L.

Dieses Gras besitzt Bewegungspolster an beiden Seiten des Spreizungswinkels nicht nur der Seitenachsen des Hauptstengels, sondern auch der Seitenachsen untereinander. Die Wände der Zellen sind anfänglich sehr dünn (Fig. 64, *A* u. *C*), später nehmen sie mehr und mehr einen kollenchymatischen Charakter an, welchen sie auch beibehalten bis zum Zeitpunkte des Vertrocknens des Blütenstandes. Sowohl in der Haupt- wie auch in den Nebenachsen, in letzteren sogar mehr noch als in ersteren, sind die Zellen außerordentlich chlorophyllreich, enthalten aber gar keine Stärke

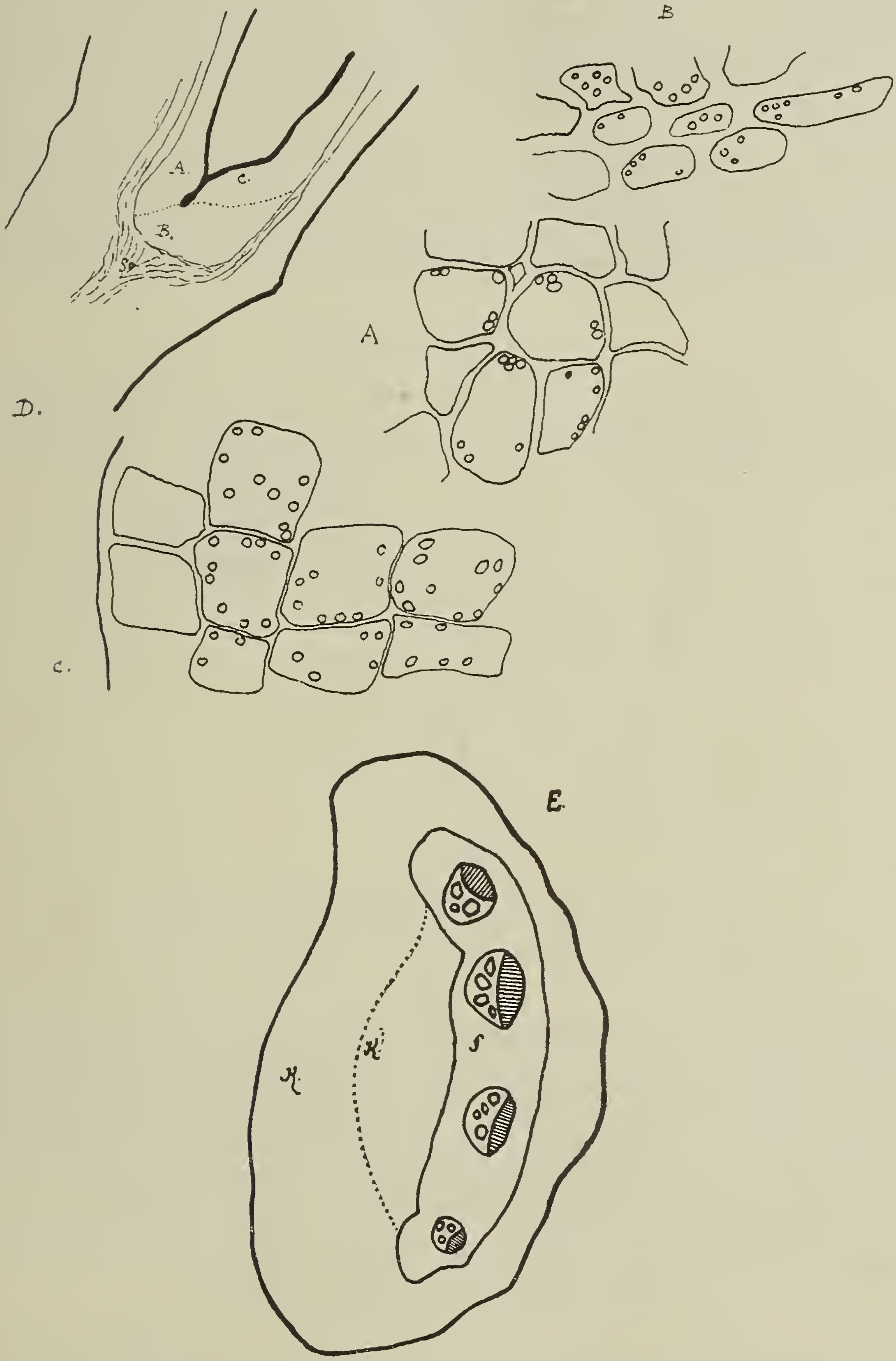


Fig. 64.
(Fig. *A*, *B* u. *C* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. *D* gez. mit Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3. Fig. *E* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

oder irgendwelche morphologisch gestaltete Elemente, den in der plasmatischen Wandbelagschicht eingeschlossenen Zellkern natürlich ausgenommen.

Das Kollenchym-Fundament (Fig. 64, *B*) ist außergewöhnlich kräftig entwickelt und liegt schräg unter dem Polster des Seitenastes (Fig. 64, *D* u. *E*). Diese Basis besteht aus verhältnismäßig kleinen Zellen, welche ebenso wie die höher gelegenen Elemente mit einer bedeutenden Anzahl von Chlorophyllkörnern versehen sind (Fig. 64, *B*).

In den Verzweigungen der oberen Reihen sind die Polster bei *Briza* genau ebenso entwickelt, wie in dem oben beschriebenen Falle, d. h. beide Achsen sind damit versehen, wobei sie in den n + 1 Ästen gewöhnlich größer zu sein pflegen, als in den n-ter Ordnung.

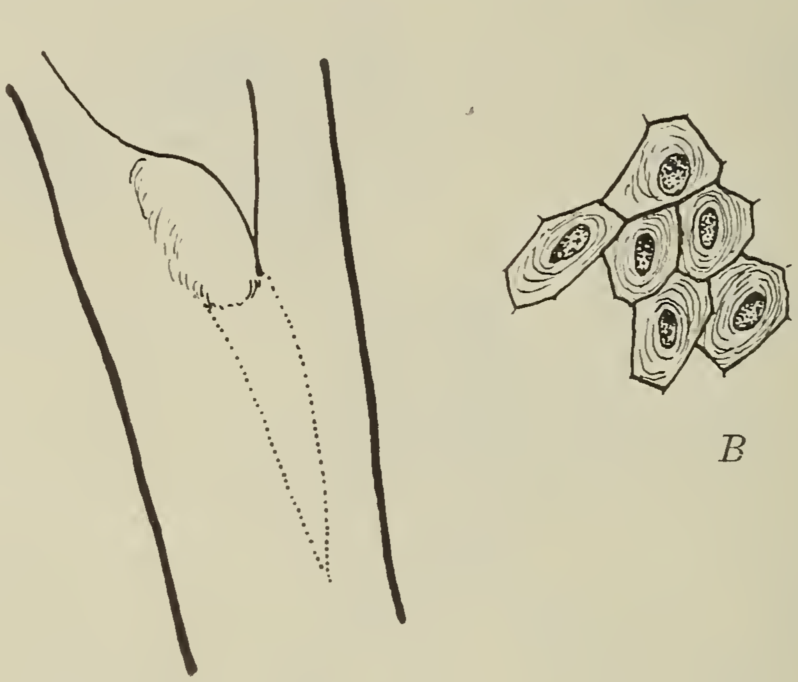


Fig. 65.

(Fig. A gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Die Epidermis, welche auch auf dem ventralen (unteren) Teile des Astes von dem Sklerenchymbande, das die Gefäßbündel umschließt (Fig. 64, *E*), durch eine ziemlich breite Parenchymplaste abgegrenzt wird, ist, wie es bisher stets der Fall war, gänzlich ohne Spaltöffnungen und besteht aus Zellen, welche in Bezug auf Aussehen und den Charakter ihrer Lagerung an die Elemente des mittleren Teiles des Polsters von *Festuca ovina* erinnern.

Brizopyrum siculum Lk. (syn.: *Desmazeria sicula* Dum.).

Dieses einjährige, oft als Zierpflanze kultivierte Gras besitzt an den Seitenachsen nur sehr schwach entwickelte Polster, unter welchen sich tief in das Innere des Gelenkes ein besonderes, keilförmiges Gewebe erstreckt (Fig. 65, *A*), das aus langen, faserförmigen Zellen mit außerordentlich stark verdickten Membranen besteht. Figur 65, *B* stellt den Querschnitt dieser Zellen dar, die sich unter der Einwirkung von Chlor-Zink-Jod augenblicklich violett färbt mit broncefarbiger Schattierung.[1])

Dieser Gewebekeil ist bei *Brizopyrum* ungewöhnlich groß und, indem er sich an dem Internodium entlang weit nach unten erstreckt, zeigt er direkt die Grenze beider Achsen an, denn der Knoten, aus welchem der Seitenast hervorgeht, liegt viel tiefer als die Stelle seiner Abspreizung von der Hauptachse; mit andern Worten, es findet hier eine Verwachsung der Äste auf eine ziemlich große Strecke hin statt.

Von der Existenz des Polsters abgesehen, übte weder Alkohol, noch Wasser, noch Alkohol mit Salzsäure keinerlei entscheidende Einwirkung auf die Stellung der Achsen zueinander aus.

Melica altissima L.

Diese Spezies schmiegt ihre Verzweigungen dicht an die Hauptachse an. Ein derartiger Charakter im Bau des Blütenstandes hängt davon ab, daß die Achsen nicht nur keine Spur von Bewegungsgeweben besitzen, sondern auch, daß, im Gegenteile sogar, beide Seiten der Verzweigung von dicken, verholzten Sklerenchymelementen eingenommen werden, welche sich in das höher gelegene chlorophyllführende Parenchym einkeilen.

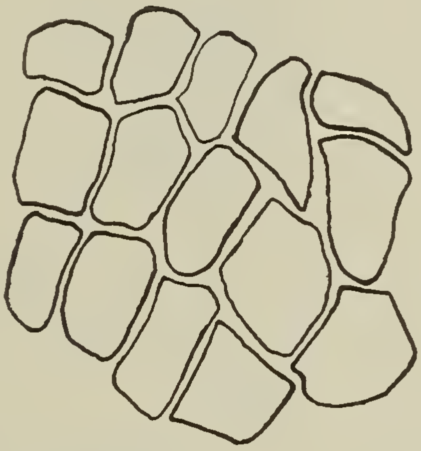


Fig. 66.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6,)

Brachypodium pinnatum Beauv.

Diese Graminee gehört nach der Lage und dem Bau der Bewegungspolster zu demselben Typus wie z. B. *Bromus*, d. h. diese Organe sind hier ausschließlich an den Seitenästen entwickelt und bestehen aus dünnwandigen Elementen mit einer sehr spärlichen Menge von Chlorophyllkörnern.

---

[1]) Ein gleiches Verhalten zu dem genannten Reaktive zeigen auch die Fasern von *Vinca major*, wo „mit Chlor-Zink-Jod-Lösung die Fasern sofort eine violette, ins Braune spielende Färbung annehmen.“ Strasburger, „Practicum“. pag. 149. —

Phragmites communis Trin.

Dieser so allgemein verbreitete Vertreter der Bewohner unserer Seen und Sümpfe streckt seine silberglänzende, meist violette Rispe, welche infolge ihrer schweren Belastung einen nickenden Habitus hat, weit hervor. Wie es überall bei den Gräsern der Fall ist, so verdankt auch das Schilfgras die überhängende Form seines schlanken Blütenstandes den mächtigen Polstern des Bewegungsgewebes, welches an der Basis der Seitenverzweigungen (n + 1), deren an den Knoten mehrere vorhanden sind, entwickelt ist. Die dickwandigen, stark getüpfelten Parenchymzellen der Polster sind

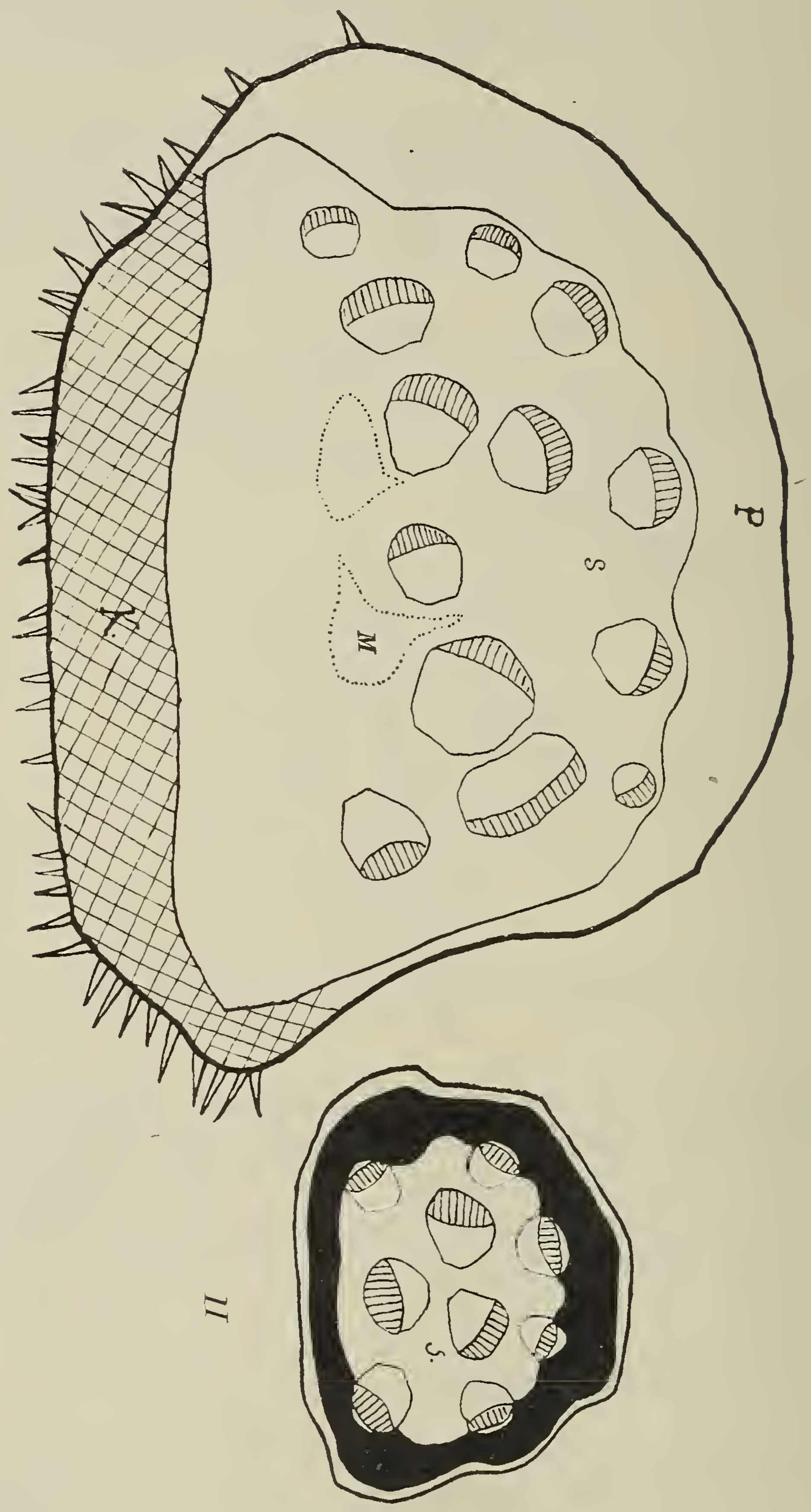


Fig. 67.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

außerordentlich regelmäßig in Reihen gelagert, deren man in der Querrichtung meistens 8—10 zählen kann. An den Seiten des Polsters ist der Charakter des Bewegungsgewebes ein etwas anderer, denn hier sind die Zellen an Umfang etwas größer, die Membrane derselben (Fig. 66) sind dünner und die Regularität der gegenseitigen Beziehung der Elemente zueinander geht stellenweise gänzlich verloren.

Das Zentrum der Achse wird von einem mächtigen Sklerenchymzylinder eingenommen (Fig. 67, I, *S*), welcher bald an einer, bald an mehreren Stellen von kleinen Inseln, dickwandigen, reich mit Interzellularräumen versehenen, Parenchyms durchbrochen wird (Fig. 67, I, *M*). Höchst interessant ist der Umstand, daß die Gefäßbündel in den meisten Fällen, wenn auch nicht immer, in den oberen Schichten des Sklerenchyms gruppiert sind, während im unteren Teile desselben, der sich auf die Collenchymplatte stützt (Fig. 67, I, *K*), gar keine Gefäßbündel vorhanden sind (Fig. 67).

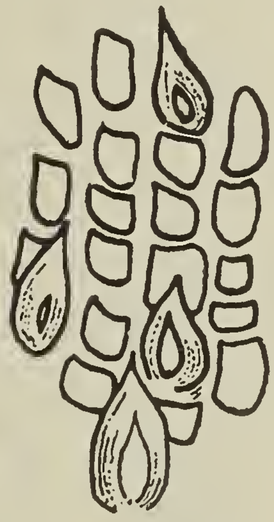


Fig. 68.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Die das Polster umgebende Epidermis besteht aus sehr kleinen, dickwandigen Zellen, und ist an den zentralen Teilen des Polsters mit spärlichen, kurzen, aber kräftigen Haaren bedeckt (Fig. 68). An den Seiten des Polsters sind diese Haare länger und zahlreicher (Fig. 67), weiterhin verringern sie sich quantitativ und qualitativ. Spaltöffnungen besitzt die das Polster umgebende Epidermis überhaupt nicht.

* * *

II. Gruppe: Hordeae.

Unter den von mir untersuchten Vertretern dieser Gruppe der ährentragenden Gräser (*Elymus, Aegilops, Secale, Hordeum, Triticum* und *Lolium*) ist bei der Gattung *Elymus* das Bewegungsparenchym am besten entwickelt.

Elymus arenarius L.

Hier ist Schwellgewebe ausschließlich nur an der Seitenachse vorhanden (Fig. 69, *I*, *B-g.*). Dasselbe reicht bis an die Hauptachse und stützt sich hier auf die Sklerenchymschicht (Fig. 69, *II* u. *III*). Seine Zellen sind verhältnismäßig regelmäßig gelagert, sie besitzen einen schwach collenchymatischen Charakter und unterscheiden sich durch nichts besonderes im Vergleiche zu den bei der Gruppe der *Festucaceae* beschriebenen Zellen.

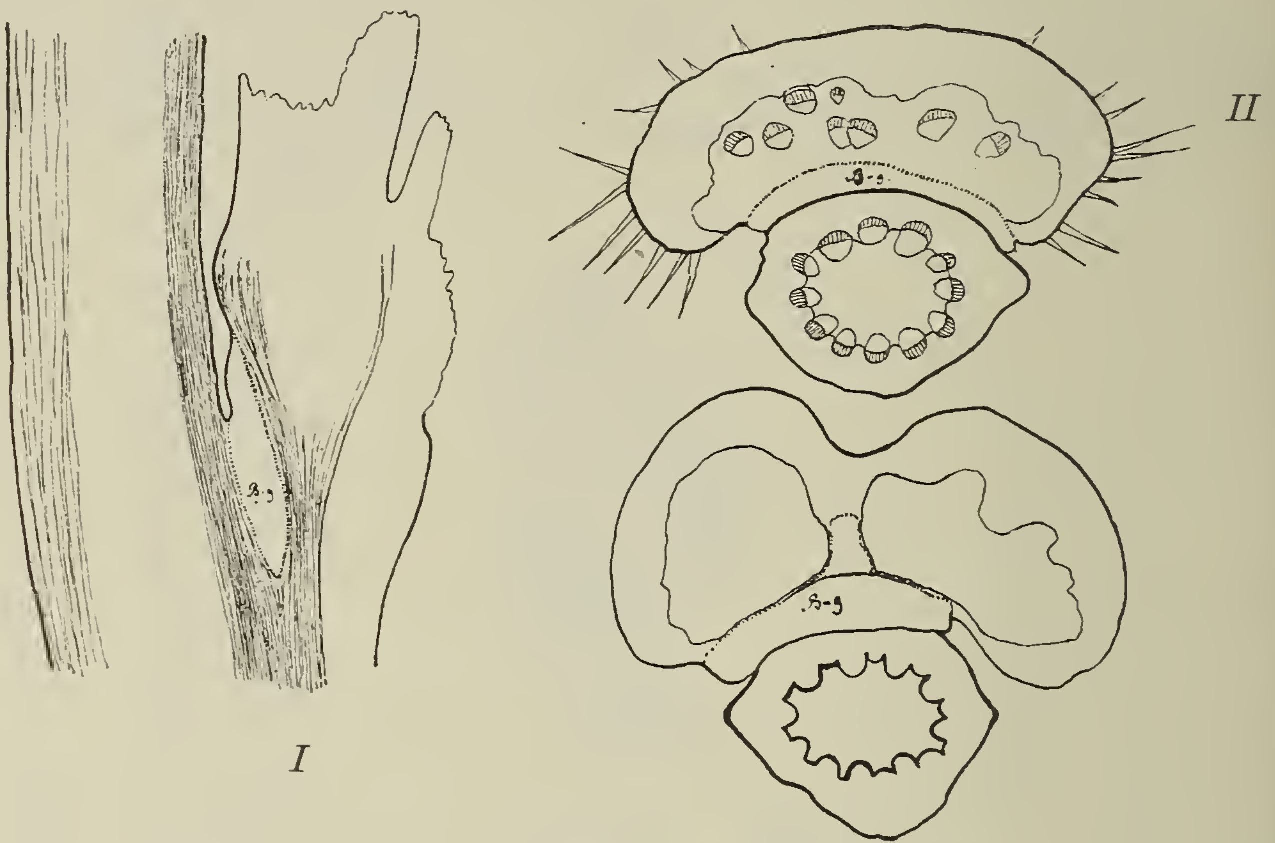


Fig. 69.

(Alle Figuren gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Elymus europaeus L.

Diese Spezies hat ebenso wie *E. arenarius* die Polster ausschließlich nur an den Seitenästen. Wenn bereits völlig abgeblühte Blütenstände der Untersuchung unterworfen wurden, so war leicht zu konstatieren, daß die Konturen der Polster ihre Regelmäßigkeit infolge der sie zusammensetzenden Zellen verlieren.

Bei beiden genannten Elymusarten zeigt Diphenylamin zur Blütezeit und sogar auch noch nach derselben, sofort das Vorhandensein von Nitriten und Nitraten an, die z. B. in ihren sehr großen, angeschwollenen Lodiculae nicht vorhanden sind.

Elymus species?

Wie bei den beiden vorhergenannten, so sind auch bei dieser zu meiner Verfügung stehenden, von mir aber nicht näher bestimmten Elymusart die Entfaltungspolster an der Basis der Achsen der Ährchen ganz deutlich sichtbar (Fig. 70, *A* u. *C*).

Diese Organe stützen sich auf das chlorophyllführende Parenchym (Fig. 70, *A, cl*); von oben werden sie durch Sklerenchym begrenzt, welches auch von der Seite der Hauptachse ihre Unterlage bildet.

Polster von gleicher Größe, welche mitunter auch noch größer sind, treten an der Basis der Ährchenspelzen hervor (Fig. 70, *C*, S^I), welch letztere infolgedessen zur Seite geneigt werden und geben, indem sie mit ihren spitzen Grannen herausschauen, der Ähre dadurch ein besonders charakteristisches Ansehen.

Die Zellen des Bewegungsparenchyms, welche eine polygonale Gestalt haben, zeigen weder in ihrer Lagerung, noch in ihrem Bau irgend welche besondere Eigentümlichkeiten. Ihre Wände sind schwach getüpfelt und ziemlich dünn; dickwandigere befinden sich nur in den Polstern an den Spelzen, wo auch die Tüpfelung der Elemente weit stärker entwickelt ist.

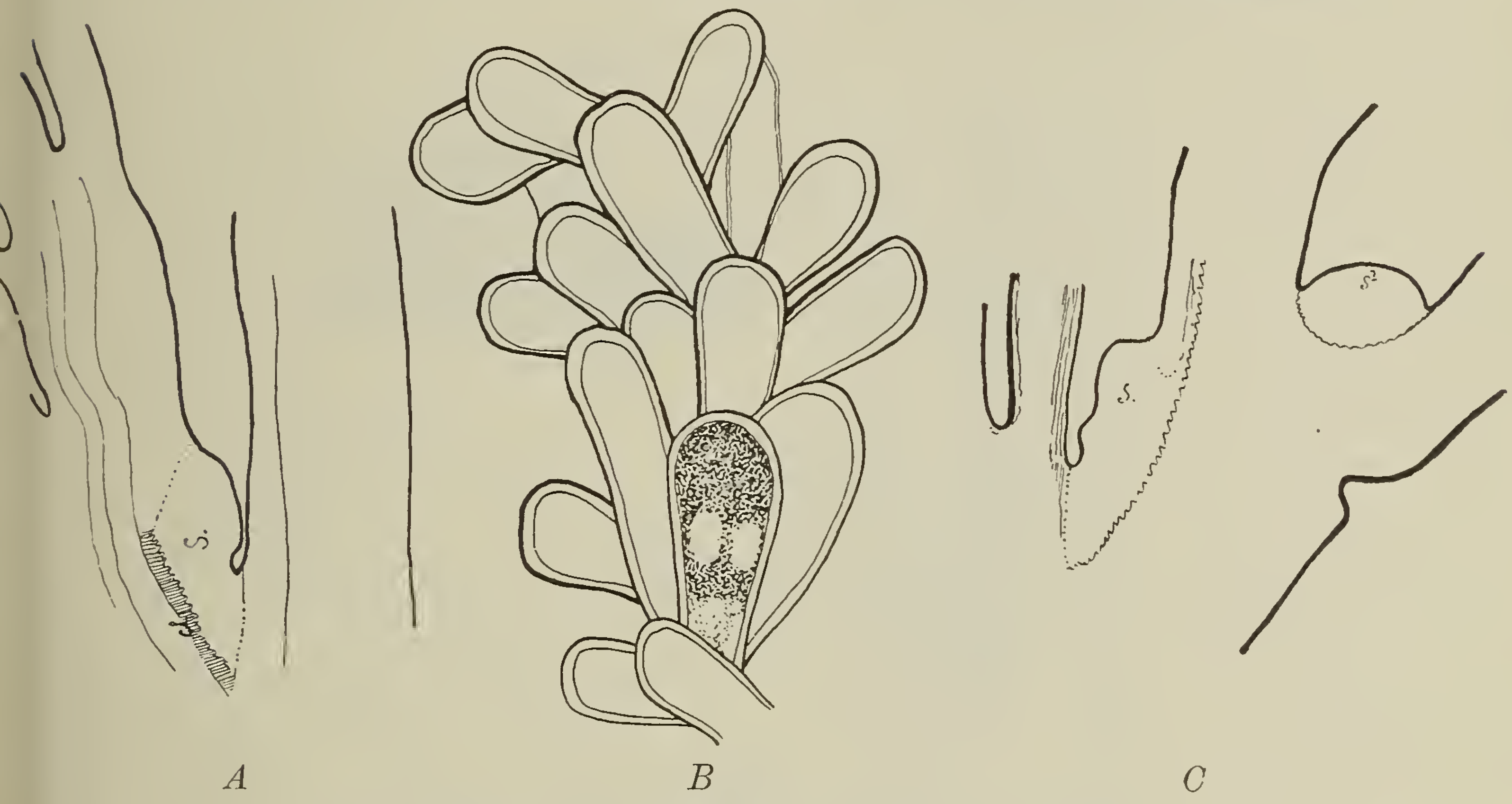


Fig. 70.
(Fig. *A* u. *C* gez. mit Plan. Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Irgendwelche besondere subanguläre Gewebe sind hier nicht vorhanden, was auch begreiflich ist in Anbetracht des geringen Spreizungswinkels der Achsen der Ährchen von der Hauptachse.

Mit der Samenreife beginnt das Polstergewebe abzusterben, es schrumpft allmählich zusammen und vertrocknet, während die Elemente der Polster der Achsenspelzen verholzen. Aus diesem Grunde erscheint die Ähre zur Reifezeit des Blütenstandes nicht nur bei dieser, sondern bei allen Elymusarten überhaupt, zusammengedrückt, während die Stellung ihrer Spelzen sogar an bereits gänzlich vertrockneten Exemplaren genau dieselbe bleibt, als sie vor der Samenreife war. Nur bisweilen lassen die oberen Teile solcher an den Spelzen befindlicher Polster in den Elementen den Zellulosecharakter ihrer Wände zurück, obgleich diese Erscheinung eine seltene ist und wahrscheinlich das Resultat ihrer unvollständigen, nicht rechtzeitig abgeschlossenen Metamorphose darstellt. Alle die bis jetzt untersuchten Elymusarten im allgemeinen, und diese nicht näher bestimmte Spezies im besonderen, sind an den Blütenspelzen mit einer Menge von keulenförmigen, einzelligen Härchen bedeckt, welche mit körnigem Protoplasma angefüllt sind (Fig. 70, *B*).[1])

Die Anzahl der Härchen ist eine besonders beträchtliche an den unteren Teilen der Spelzenränder, wo sie in solchen Mengen angehäuft sind, daß sie an deren Basis eine dichte Bekleidungsschicht bilden (Fig. 70, *B*).

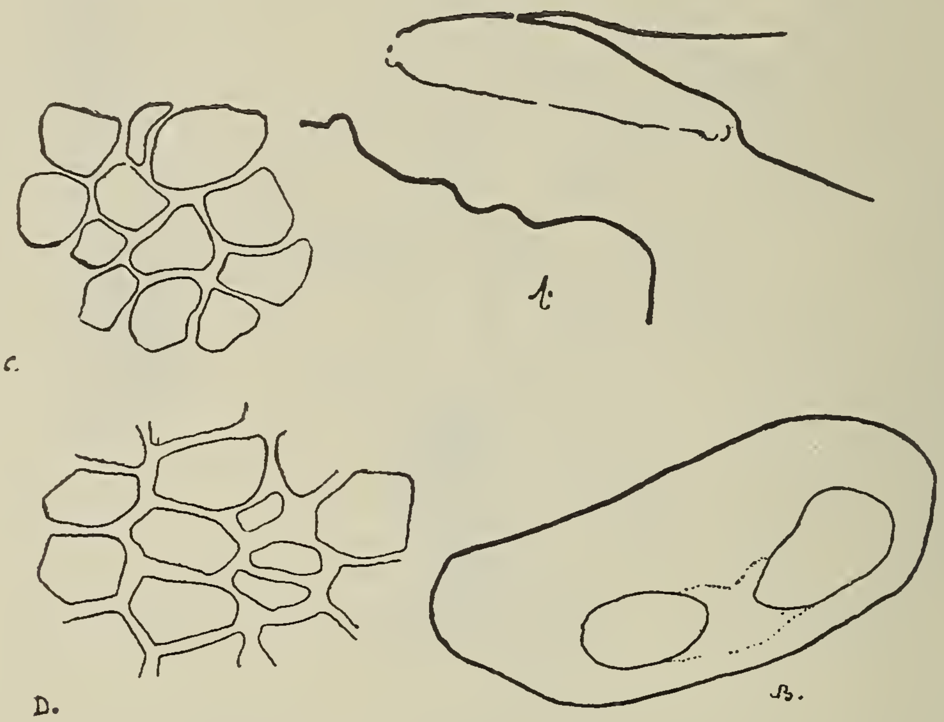


Fig. 71.
(Fig. *A* u. *B* gez. m. Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *C* u. *D* mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Höher hinauf stehen diese Haare weniger dicht beisammen, sie gehen aber in jedem Falle bis an die Spitzen beider Spelzen hinauf.

Elymus mexicanus Cav.

Im Gegensatze zu den bis jetzt betrachteten Vertretern der Gattung *Elymus* ist diese Art an den Spelzen ausschließlich nur mit gewöhnlichen, spitzen, einzelligen Härchen bekleidet.

Die ziemlich großen Polster (Fig. 71, *A* u. *B*) spreizen die Ährchen von der Hauptachse in einem Winkel von zirka 35–40° ab und bestehen aus dickwandigem Parenchym, welches im Höhepunkte der Tätigkeit weder im Quer- (Fig. 71, *D*, I), noch im Längsschnitte (Fig. 71, *C*) keinerlei Regelmäßigkeit seiner früheren Lagerung aufweist.

---

[1]) Eine ganze Reihe von Reaktiven, auch Jod, ergeben eine durchaus positive Reaktion.

Die Zellen des Bewegungsparenchyms sind reich an Chlorophyll, welches sogar in den tieferen Schichten des Polsters vorhanden ist, die an die Sklerenchymumhüllungen der Gefäßbündel angrenzt (Fig. 71, *B*), welche letzteren entweder einfach durch Parenchym, oder durch aus großen Zellen zusammengesetztes Sklerenchymgewebe getrennt werden.

Aegilops speltoides Tausch.

Diese Graminee verdankt die mäßige Spreizung seiner Ährchen einem besonderen Basalkeile, auf welchem die Spelzen der Ährchen ruhen (Fig. 72, *A*). Dieses Inselchen, welches mit seinem oberen Teile polsterartig nach außen hervorragt, reagiert sehr stark auf Chlor-Zink-Jod, wobei es jedoch keinerlei Vorhandensein von Nitriten oder Nitraten erkennen läßt. Es besteht aus einer kompakten Zellenmasse mit geschichteten dicken Membranen (Fig. 72 *B* stellt ein Stück Polster im Querschnitt dar) und reichem Zellinhalte. Wenn Längsschnitte der betreffenden Stellen in Alkohol gebracht werden, schrumpfen sie in der Querrichtung des Keiles stark

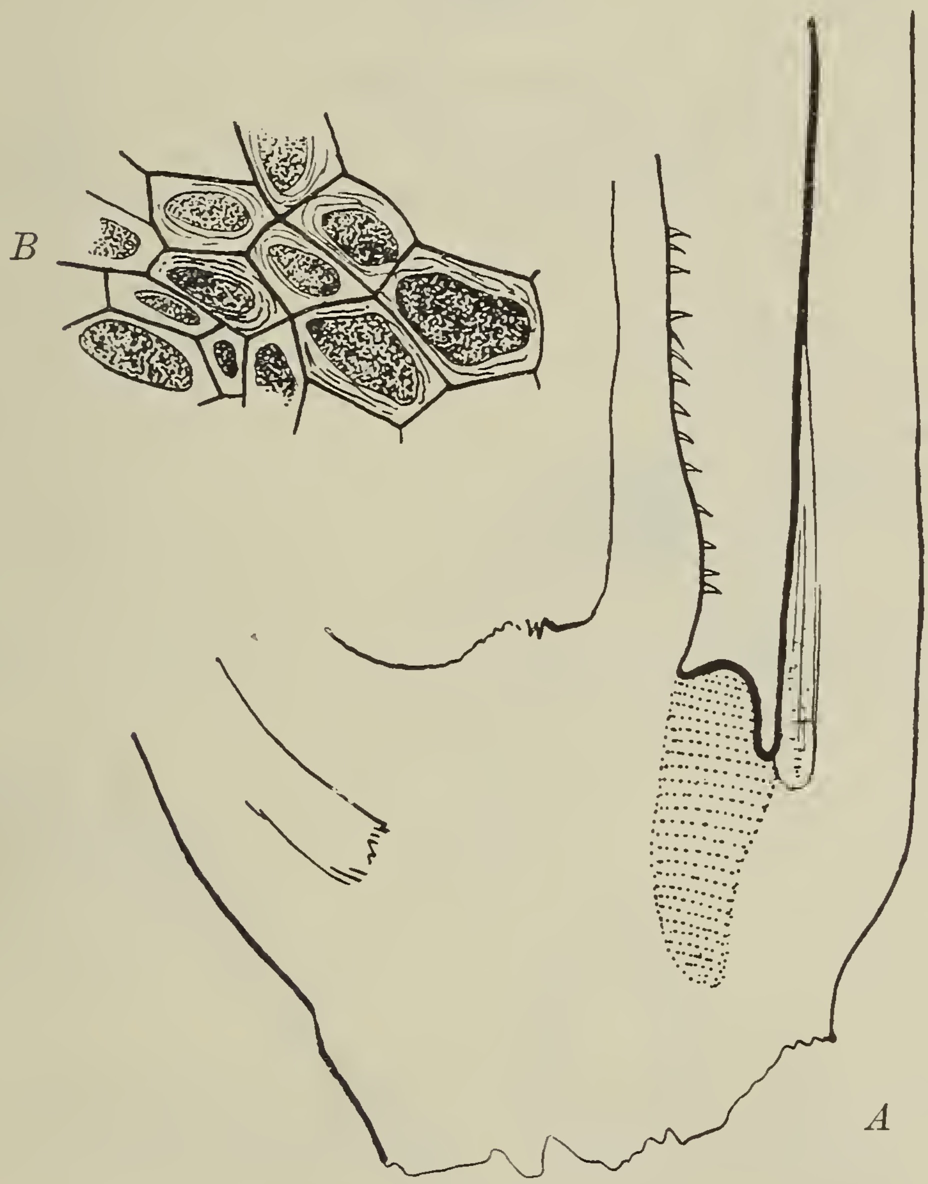
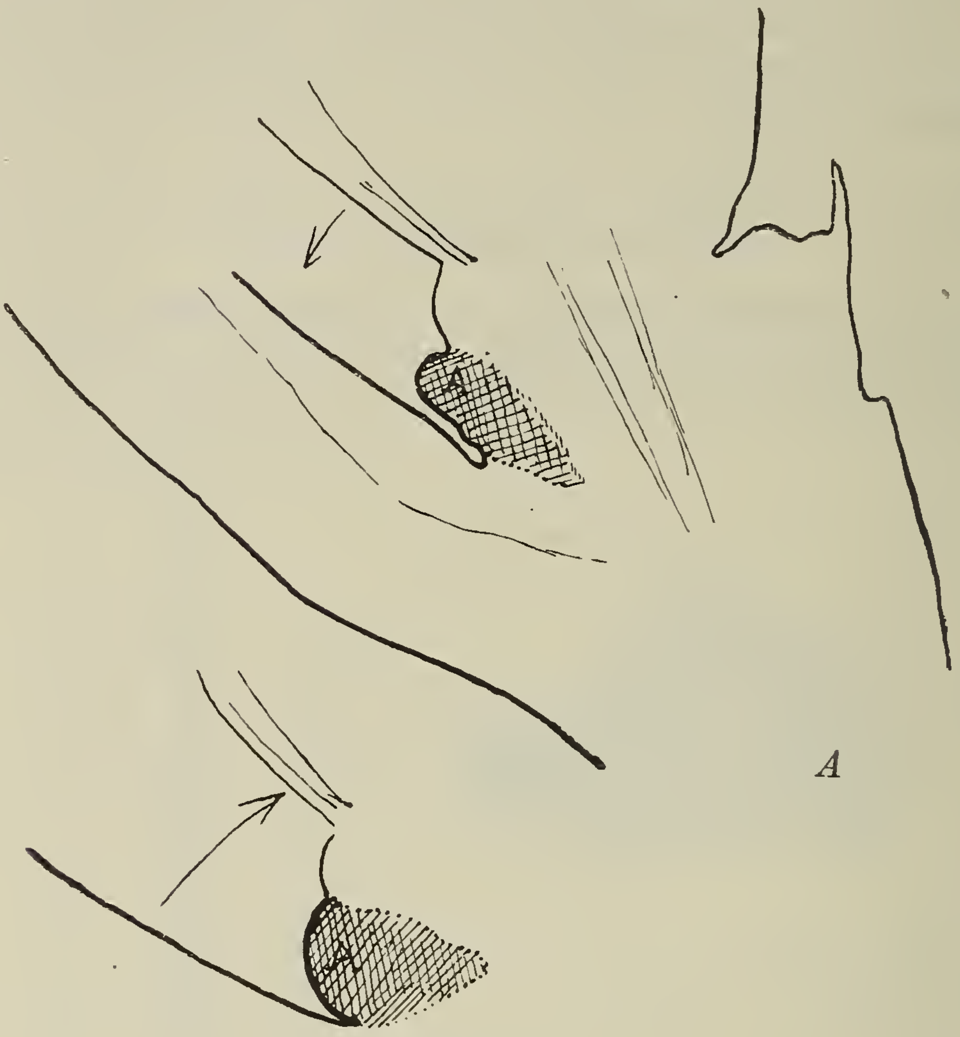


Fig. 72.
(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

zusammen, d. h. die Spitze des Keiles hebt sich scharf in die Höhe (Fig. 73, *A*); in Wasser senkt sie sich herab, breitet sich, flach



B Fig. 73.
(Die Konturen beider Figuren gez. mit Plan. Zeiß u. Ocul. No. 3.)

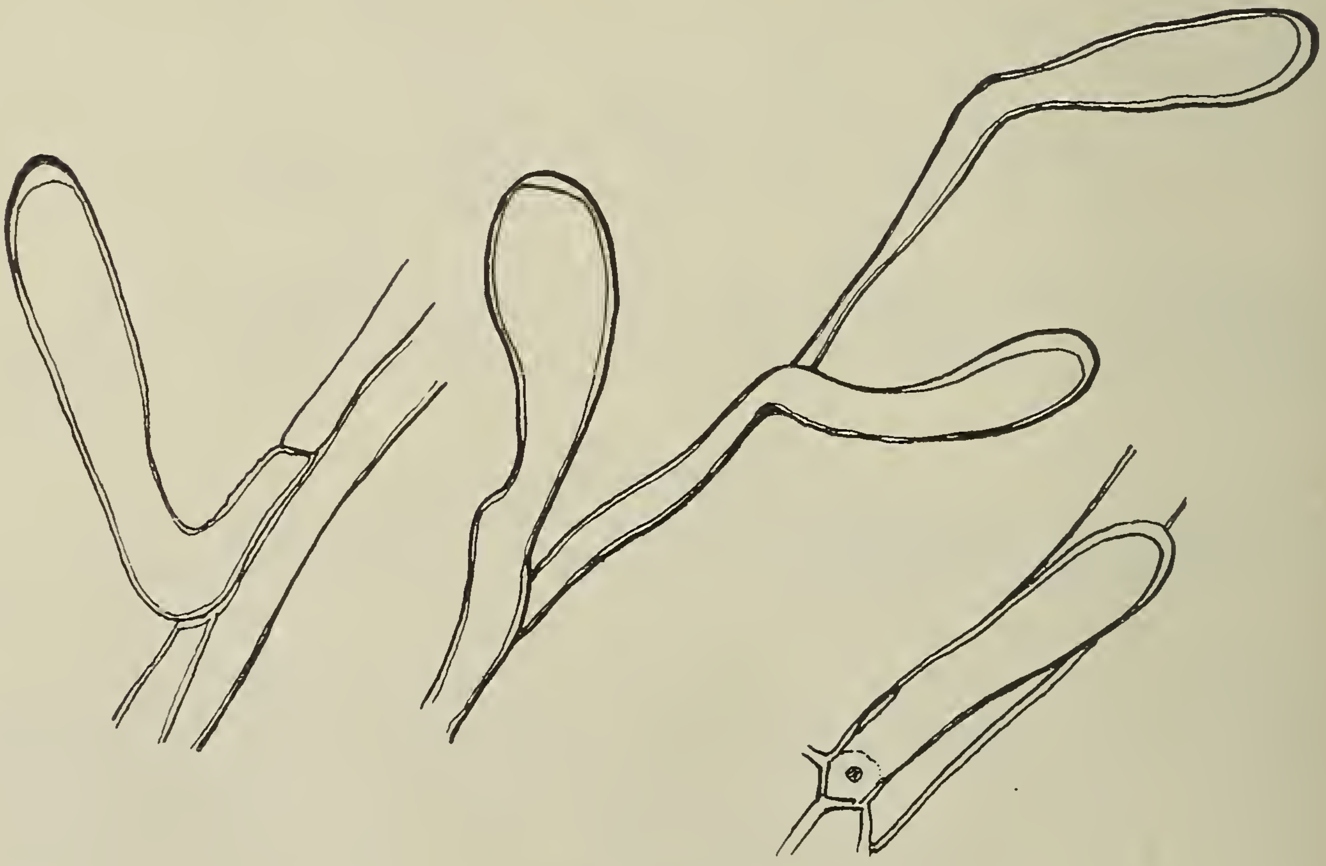


Fig. 74.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

werdend, aus (Fig. 73, *B*) und spreizt auf diese Weise das Ährchen von der gemeinschaftlichen Achse ab.

Bei der Untersuchung der Ährchen fällt sofort die ungewöhnlich starke Verschiedenartigkeit der Auswüchse auf, mit welchen die Blütenspelzen besetzt sind. Außer den langen Härchen, mit welchen die Basen der Spelzen massenhaft bedeckt sind, ist die Spitze dieser letzteren noch mit zugespitzten warzenförmigen Auswüchsen bedeckt; außerdem ist manchmal die ganze Spelze, manchmal auch nur deren Ränder mit kolbenförmigen Gebilden bedeckt, wie sie Figur 74 darstellt und die, gerade so wie bei der Gattung *Elymus,* hauptsächlich auf die Basis der Paleae konzentriert sind.

Was die Lodiculae anbetrifft, so zeigt weder Diphenylamin, noch die gewöhnlich auf Zucker oder Säuren angewendeten Reaktive die Anwesenheit dieser Turgorogene im Inneren derselben an.

Secale cereale L.

Hier ist das echte Schwellgewebe an der Achse des Ährchens in Form eines kleinen Polsters entwickelt (Fig. 75, A^S), welches keilförmig in die Grenzzone der Äste eindringt (Fig. 75, *C* u. *D*). Das Polster besteht aus Parenchymgewebe, dessen an Form und Größe sehr verschiedenartige Zellen von zellulösen Membranen umgeben sind (Fig. 75, B^S).

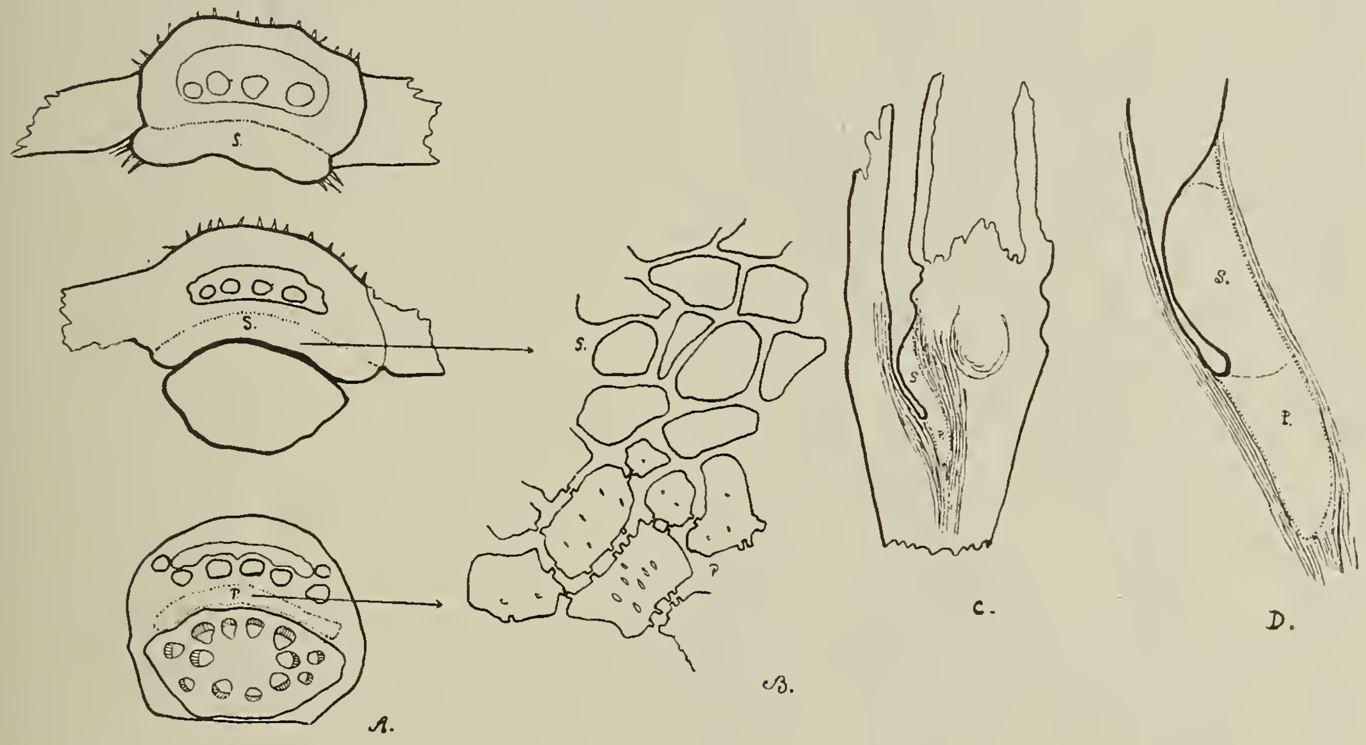


Fig. 75.
(Fig. *A* u. *C* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3. Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3. Fig. *D* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Die Basis des Keiles unterscheidet sich durch den Charakter seiner Energiden von den höher liegenden Elementen, denn die Wände derselben sind viel dicker und werden von einer Menge einfacher Poren unterbrochen (Fig. 75, B^P; hier sind diese Zellen im Längsschnitte sichtbar), wie solche an den Zellen des eigentlichen Polsters nicht beobachtet werden.

Alle Zellen, welche reich an Zellinhalt sind, schließen große Kerne und Vakuolen ein, zeigen aber gar keine Chloroplasten. Die durch absoluten Alkohol fixierten Elemente der Schwellgewebe fallen zusammen und das ganze Polster verliert bedeutend an seinem Umfange (Fig. 76, *A*), schwillt aber, nachdem es wieder in Wasser überführt wird, schnell auf (Fig. 76, *B*), deutlich dadurch anzeigend, wem es seine merkwürdige Fähigkeit verdankt, umsomehr, als weder die Reaktion auf Nitrite und Nitrate, noch auf Glukose oder Säuren irgendwelche Resultate ergibt.

Bei *Secale* finden wir, ebenso wie bei *Elymus, Aegilops* oder *Triticum* (siehe weiter unten) keulenförmige Härchen, jedoch in so unbedeutender Anzahl, daß man sie leicht zählen könnte. Sie befinden sich an der Basis der durchsichtigen Ränder der Spelzen und haben, was ich an den oben genannten Vertretern nicht bemerken konnte, sehr häufig eine unregelmäßige Gestalt infolge der Unebenheiten oder Auswüchse ihrer oberen Teile.

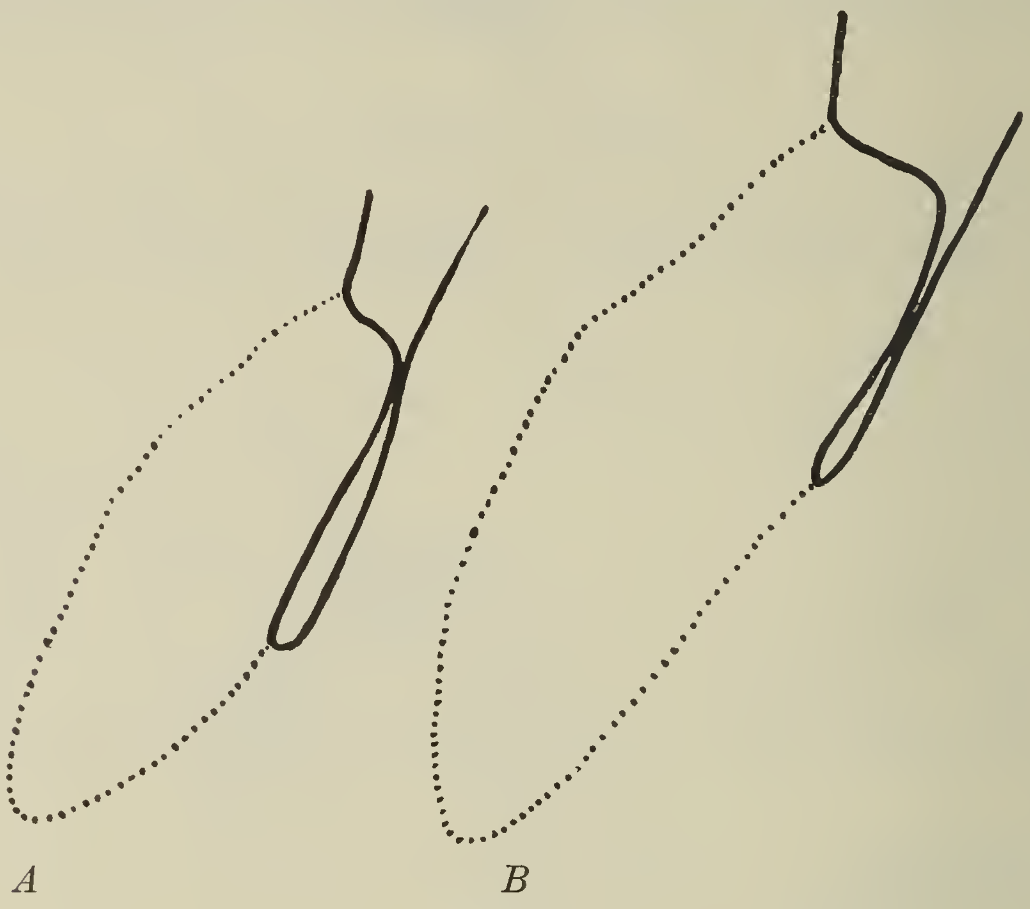


Fig. 76.
(Die Konturen sind gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Hordeum bulbosum L.

Bereits in den allerfrühesten Entwickelungsstadien der Ähren, wenn dieselben noch tief in den Blattscheiden verborgen sind, ist an der Seitenachse ein kleines Polsterchen deutlich bemerkbar (Fig. 77, *D*). Es stützt sich auf das Sklerenchym der Hauptachse (Fig. 77, D^{Sc}) und ist an der Basis mit einem kleinen Collenchymkeil versehen. Die Zellen des Polsters sind in diesem Momente sehr verschiedenartig entwickelt. Im Vorderteile des der Länge nach durchschnittenen Polsters (Fig. 77, *D*) sind sie sehr klein, polygonal und mit großen, in die Augen fallenden Kernen versehen (Fig. 77, *B*); weiter oben an der Achse sind die Elemente des

Polsters langgestreckt in der Querrichtung, wobei sie an dem einen, dem Innern des Astes zugewendeten Ende hoch, am andern extrorsalen aber viel niedriger sind (Fig. 77, *A*). Die keilförmige Basis schließlich besteht aus Zellen mit getüpfelten, zellulösen, ungleichmäßig verdickten Membranen (Fig. 77, *C*).

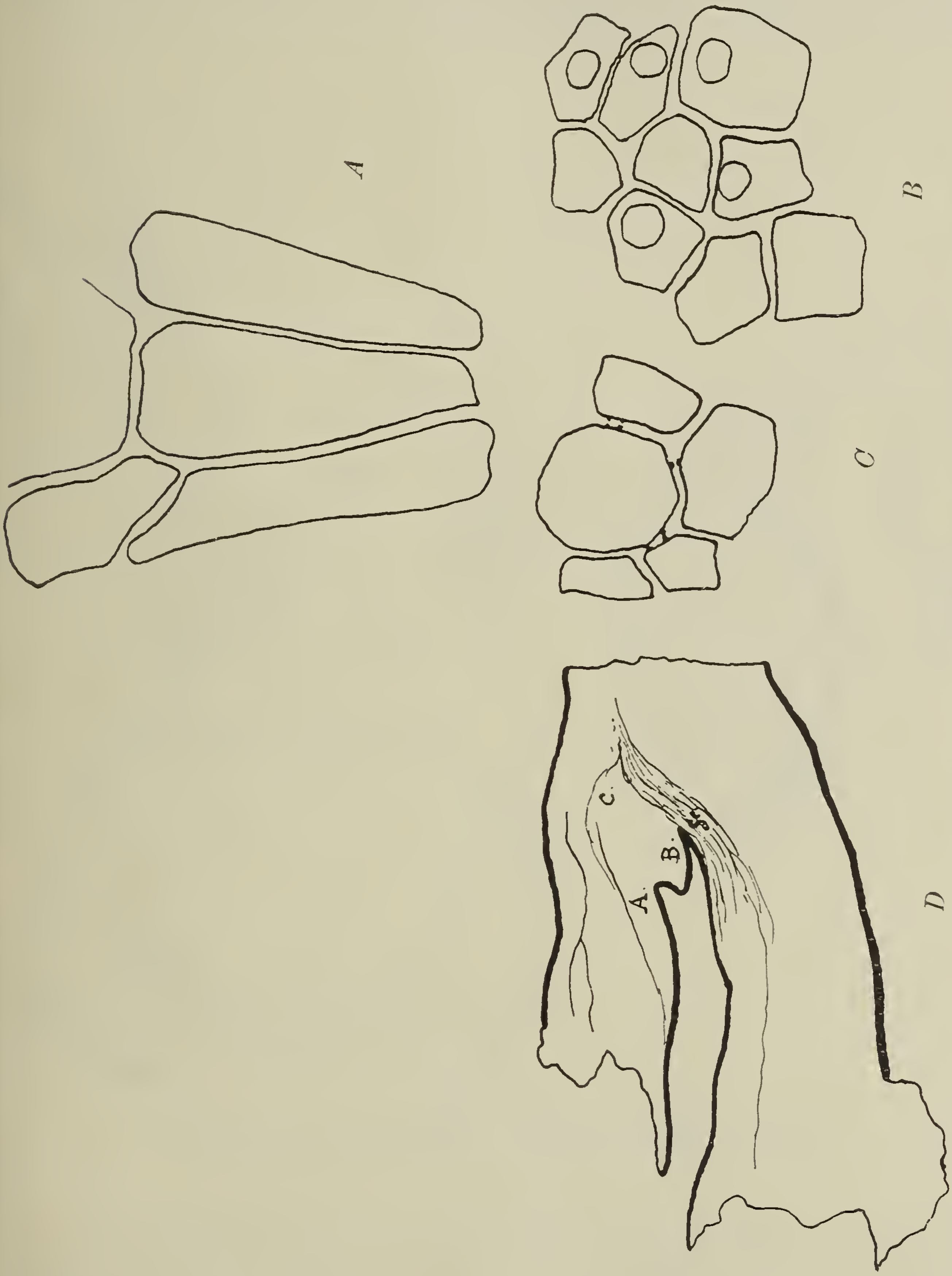


Fig. 77. (Fig. *A*, *B* u. *C* gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. *D* gez. m. Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3.)

Hordeum hexastichum L. var. **parallelum.**

Bei dieser Gerstenart ist das Entfaltungspolster im höchsten Grade schwach entwickelt. Es liegt an der Basis der Ährchen

(Fig. 78, A^S) und besteht aus einer mäßigen Anzahl von Zellen (Fig. 78, *B*), deren Membran auf Chlor-Zink-Jod charakteristisch reagiert und welche nur hie und da collenchymatisch verdickt ist.

Es versteht sich von selbst, daß ein so unbedeutendes Organ keinerlei dem Auge wahrnehmbare Wirkung ausüben kann. Beiläufig sei bemerkt, daß die Blütenspelzen von *Hordeum hexastichum,* ebenso wie bei *H. bulbosum,* wenigstens in dem Momente, als ich sie untersuchte, nur hier und dort an der Basis der Saumränder mit einzeln stehenden keulenförmigen Härchen bedeckt waren.

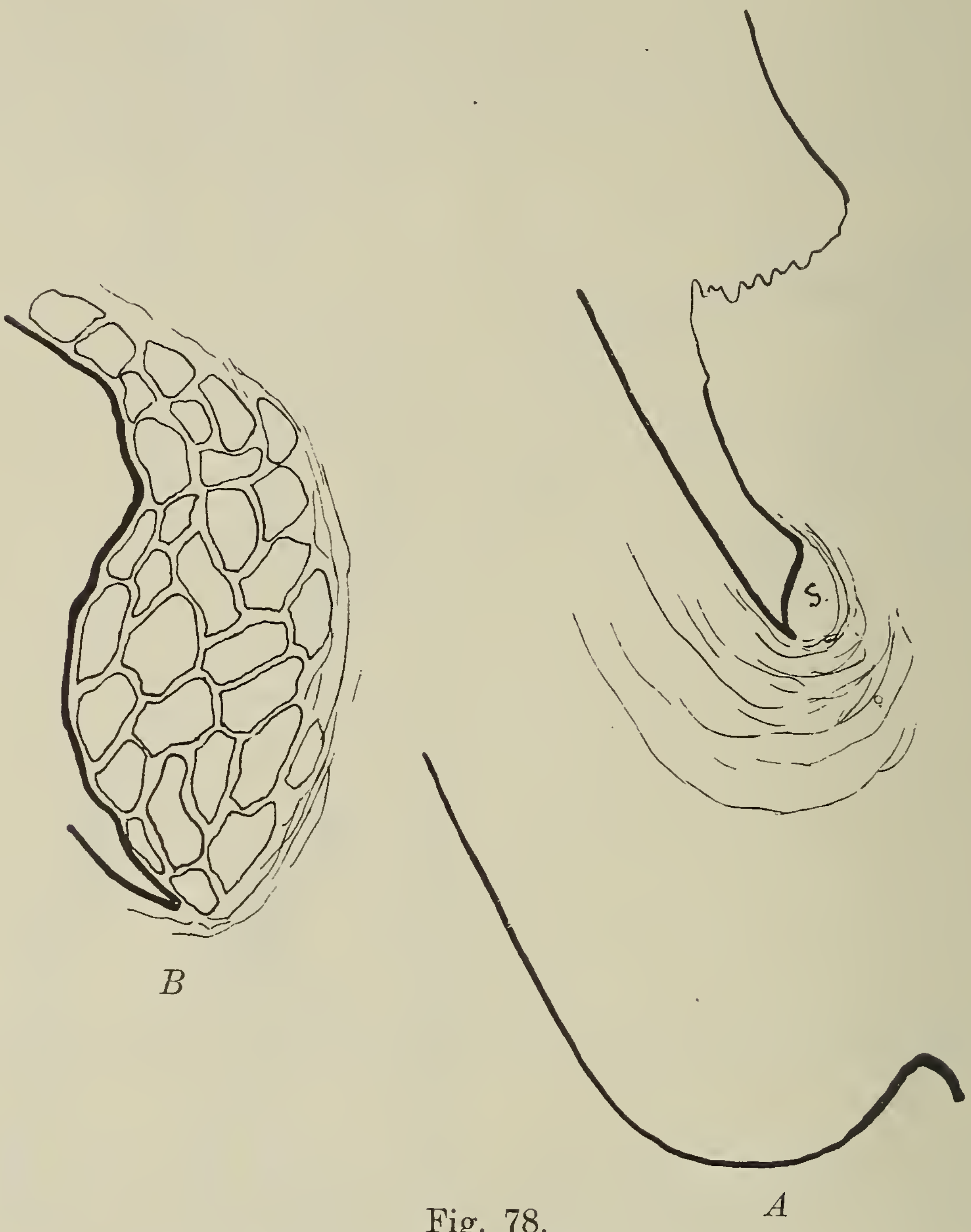


Fig. 78.
(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

Triticum repens L.

Dieses so schwer auszurottende, auf tonhaltigem Boden besonders stark wuchernde Gras besitzt walzenförmige Schwellgewebe, welche an der Grenze des ährentragenden Astes und der Hauptachse des Blütenstandes gelagert sind (Fig. 79, *A* u. *D*; *Sc* = Sklerenchym; *S* = Bewegungsparenchym).

Das Polster oder Gelenk, das in Alkohol sofort zusammenschrumpft (Fig. 79, *B*), nimmt, in Wasser zurückgebracht, wieder seinen früheren Umfang an (Fig. 79, *C*). Seine Zellen sind in den obersten Schichten im Moment der Spreizung reich an Chlorophyll, welches erst wieder in den Elementen des Verbindungsteiles auftritt, durch welches dieses Inselchen mit dem Gewebe der Ährchenachsen verbunden wird.

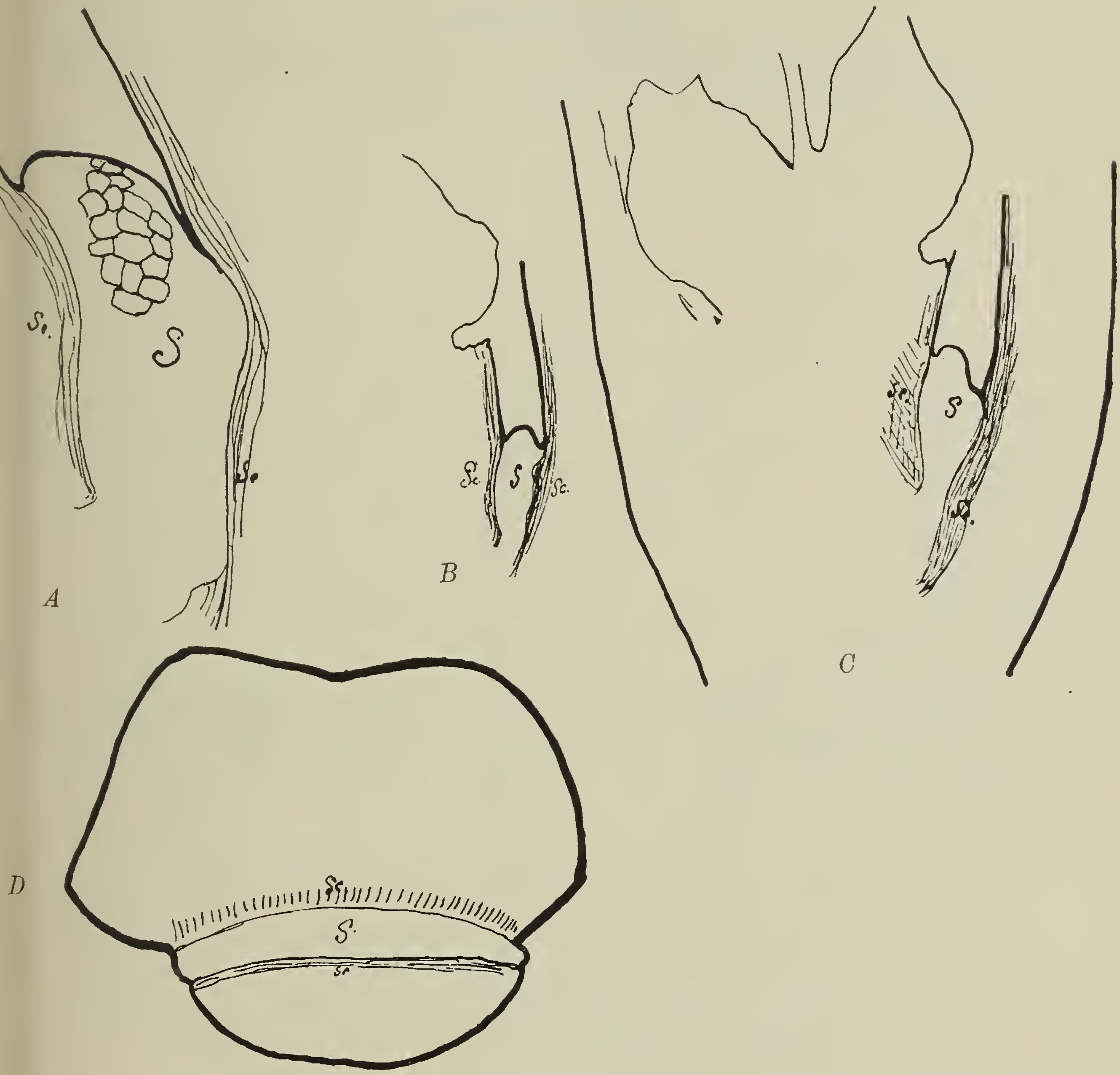


Fig. 79.
(Fig. *A* u. *D* gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 3.
B u. *C* gez. m. Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.)

Die dünnen Membrane der Zellen zeigen nicht die geringste Tüpfelung, weder in den Quer-, noch in den Längsschnitten.

Auch hier sind die Blütenspelzen, ebenso wie bei den bereits weiter oben betrachteten Vertretern der *Hordeae*, mit keulenförmigen Härchen besetzt, welche dicht (im Momente der Blütezeit) mit einem körnigen, stark lichtbrechenden Zellinhalte angefüllt sind. Einige dieser Organe waren zur Zeit der Beobachtung bereits geleert und zeigten an ihren verdickten Enden eine Öffnung, durch welche sich dieser Zellinhalt nach außen ergoß.1)

Lolium perenne L.

Wie der Längs- (Fig. 80, *A*; *S* = Bewegungsparenchym) und der Querschnitt (Fig. 80, *B*) zeigen, verfügt *Lolium* nur über eine

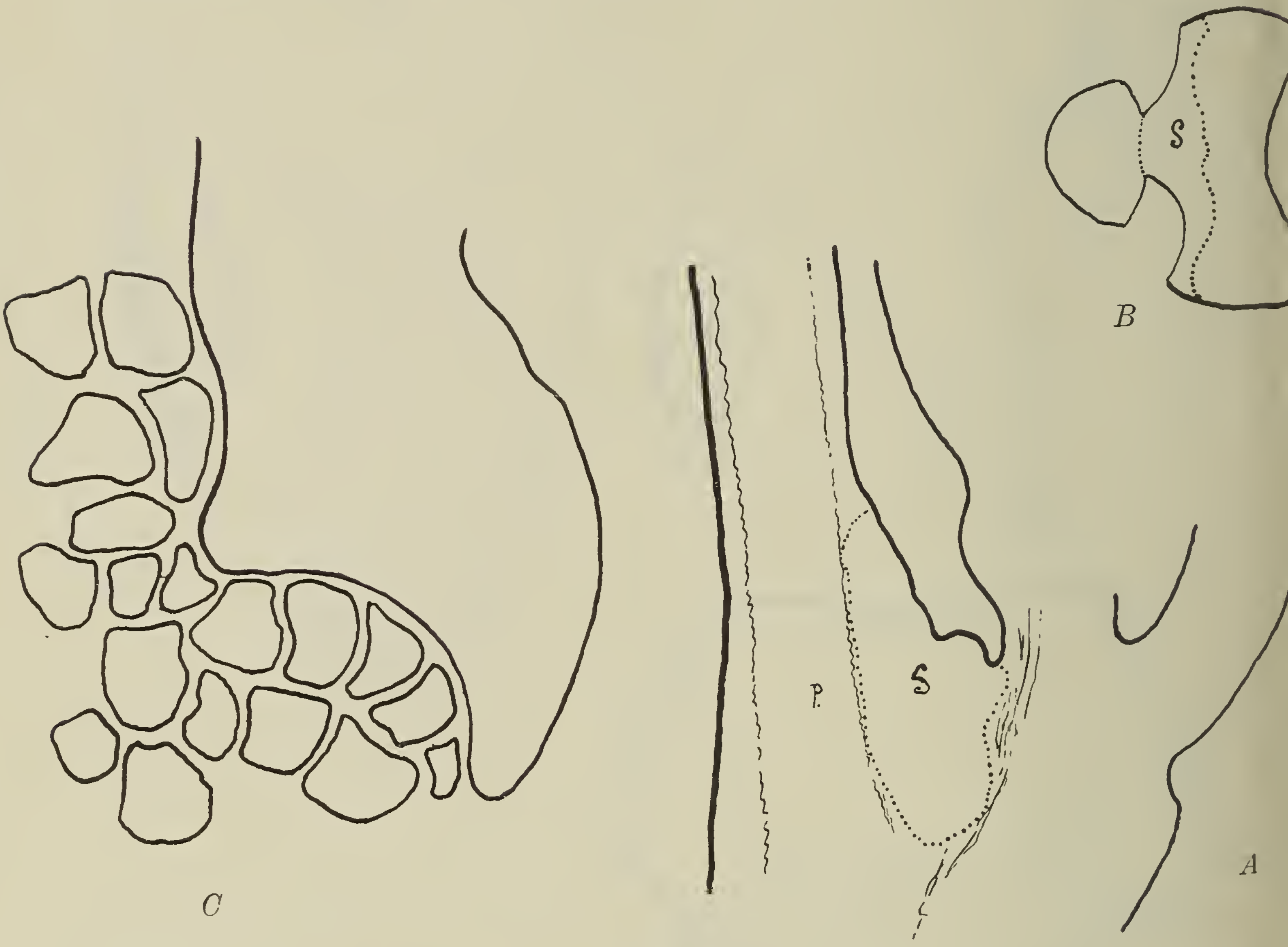


Fig. 80.
(Fig. *A* u. *B* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *C* mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

kleine Partie von Schwellgewebe, das an der Hauptachse gelagert ist (in n-$^{\text{ter}}$ Ordnung), welch letztere mitunter auch bei dieser

---

1) Um mich mit dem Charakter desselben näher bekannt zu machen, ließ ich auf die abgeschnittenen Ränder der Spelzen Schwefelsäure einwirken und fügte nach erfolgter Waschung des Präparates mit Wasser eine Jod-Alkohollösung hinzu. Das keulenförmige, körnige Gebilde färbte sich dann entweder strohgelb oder noch öfter bräunlichgelb. Borax-Karmin jedoch, sowie Millon's Reaktiv reagieren schwach. Osmiumsäure und Alkohol mit Äther rufen absolut gar keine Wirkung hervor. Nach dem eben Gesagten zu urteilen, sowie auch unter Berücksichtigung des Verhaltens des genannten Inhaltes zu Alkohol mit Salzsäure und zu H_2O, muß angenommen werden, daß derselbe anfänglich einen Eiweißcharakter hat, mit der Zeit aber Veränderungen nach der Seite der sogenannten Pectoseschleime hin erfährt.

Spezies, noch häufiger aber bei der folgenden Art, durch eine Drehung um die eigene Achse ihre Ährchen nicht reihenförmig, sondern spiralig angeordnet trägt.

Das Polster besteht im Längsschnitte aus ziemlich dickwandigen (Fig. 80, *C*), fast chlorophyllfreien Elementen.

Noch schwächer ist dieses Gelenk bei *Lolium temulentum* L. ausgedrückt, wo es an der Grenze der Ährchen, welche Seitenachsen der Infloreszenz-Hauptachse sind, ein kleines, nur keilförmiges Brückchen bildet. Die Lagerung seiner Elemente ist eine außerordentlich regelmäßige; die Zellen besitzen eine unbedeutende Anzahl von Chlorophyllkörnern und reagieren sofort sehr energisch auf Diphenylamin und Chlor-Zink-Jod.

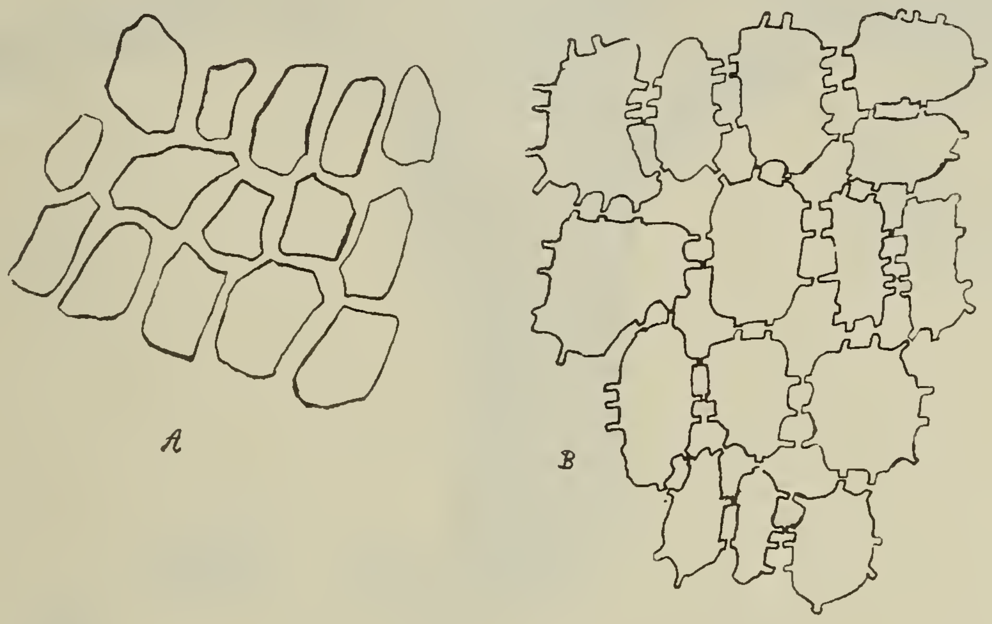


Fig. 81.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei allen diesen oben zitierten Vertretern der Gruppe *Hordeae* besitzt die Epidermis des Polsters gar keine Spaltöffnungen und besteht bald aus dickwandigen, porenlosen Elementen, wie z. B. bei *Elymus* (Fig. 81, *A*), bald aus ganz außergewöhnlich verdickten, zugleich aber stark getüpfelten Zellen, wie z. B. bei *Secale* und *Lolium* (Fig. 81, *B*).

* * *

III. Gruppe: Agrostideae.

Milium effusum L.

Dieser weit verbreitete Vertreter unserer einheimischen Gräser entwickelt die Entfaltungspolster hauptsächlich an den Seitenästen, deren gewöhnlich an den unteren Knoten des Blütenstandes, wie Figur 82 zeigt, mehrere zugleich vorhanden zu sein pflegen. Allerdings entwickeln sich später nicht alle $n + 1$ Äste gleichmäßig. Der eine von ihnen gibt seinerseits im Verlauf der Ontogenese

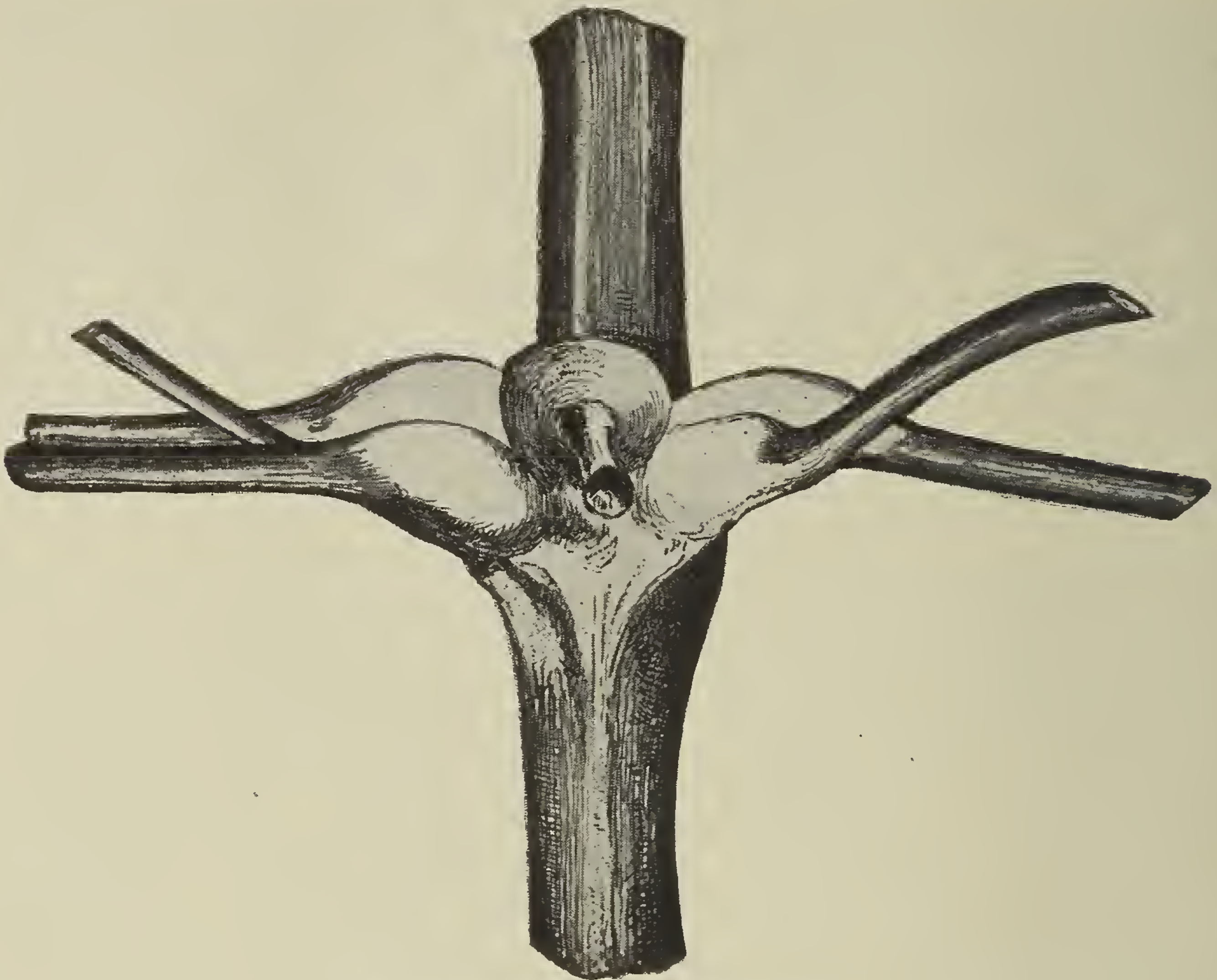


Fig. 82. Fünffache Naturgröße.

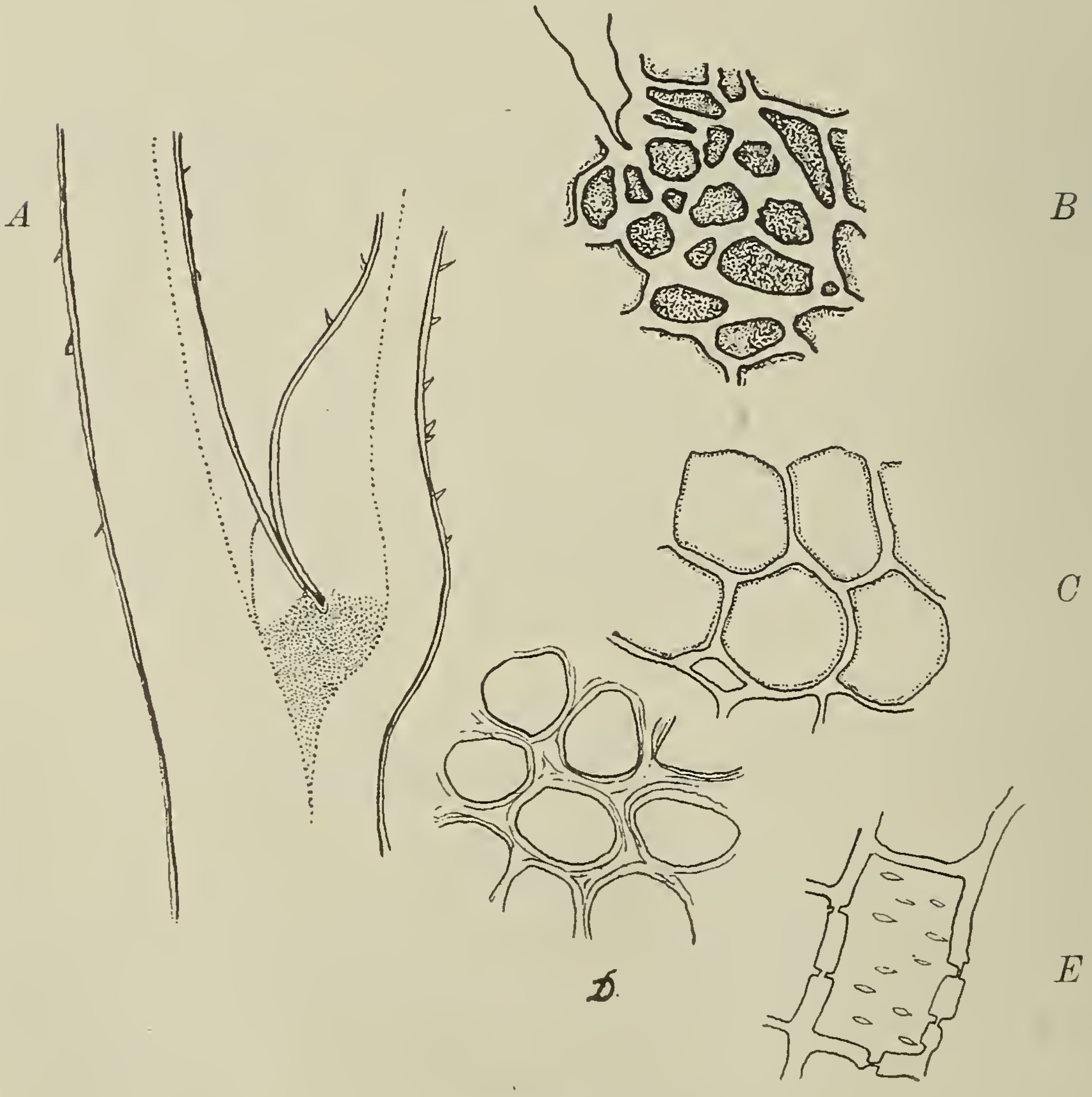


Fig. 83.
(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3. Fig. *B*, *C* u. *D* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. *E* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Seitenverzweigungen höherer Ordnung, andere sind hierzu nicht fähig und schließen mit der Entwickelung nur eines einzigen Ährchens ab; es kommen jedoch schließlich auch solche vor, welche sehr zeitig absterben, was sehr begreiflich ist, wenn man den Kampf ums Dasein der Nachbarn miteinander in Betracht zieht.

Das Entfaltungspolster ist hier ganz ausgezeichnet gut entwickelt (Fig. 83, *A*) und ruht auf einer aus höchst dickwandigen Zellen aufgebauten Basis, deren Elemente mit dichtem, körnigem Plasma angefüllt sind (Fig. 83, *B*) und deren Membrane ganz deutlich auf Zellulose reagieren und stellenweise eine deutliche Schichtung zeigen. Das Schwellgewebe besteht in der Jugend aus im Längsschnitte fast regelrecht fünfeckigen (Fig. 83, *C*) Zellen, die reihenweise gelagert sind und den primordialen Plasmaschlauch mit darin enthaltenem großem Zellkerne umschließen. Später treten auch einfache Tüpfel auf (Fig. 83, *E*).

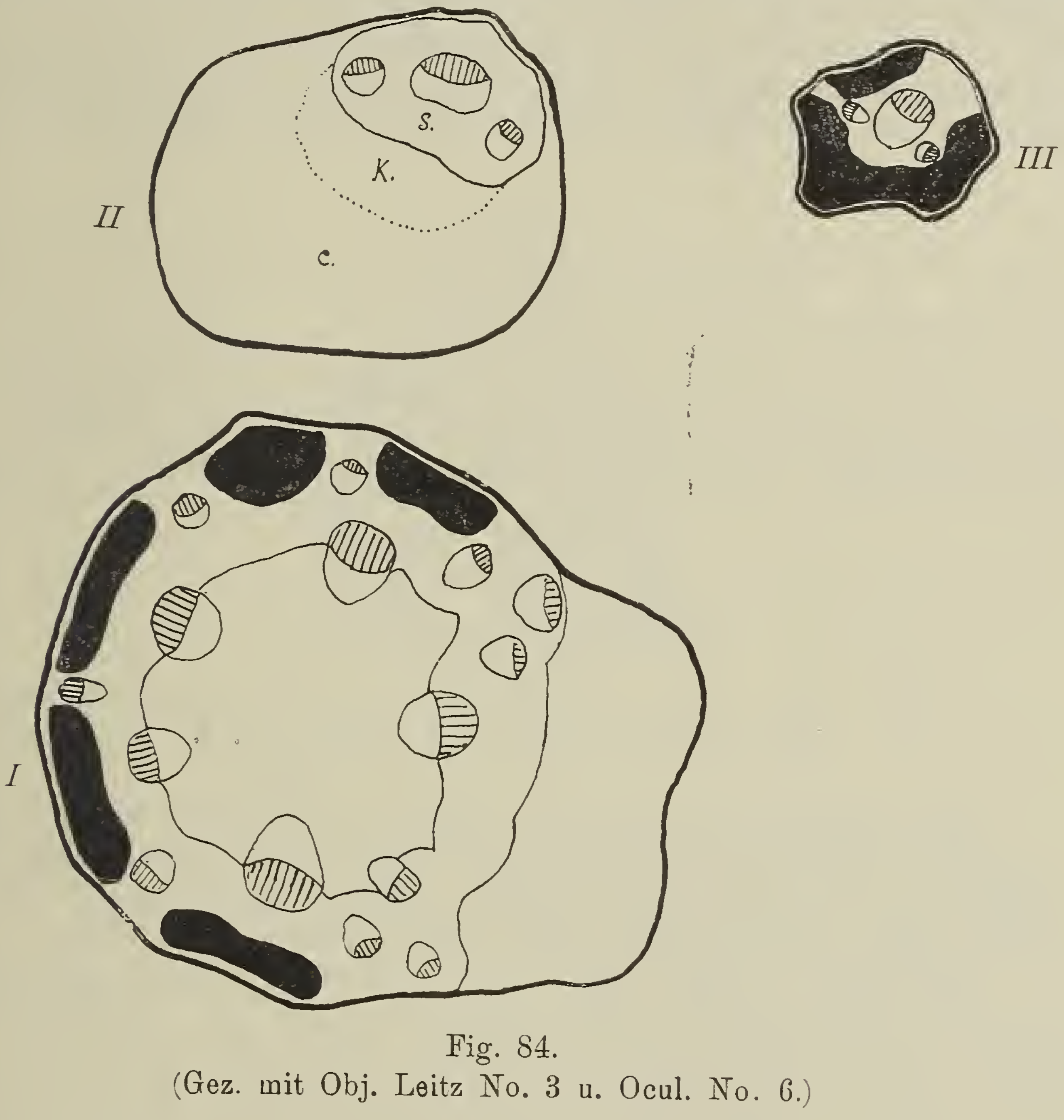


Fig. 84.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Im Querschnitte, besonders in den späteren Entwickelungsstadien, nehmen auch sie einen collenchymatischen Charakter[1]) an (Fig. 83, *D*), wie er den niedriger liegenden Zellen eigen ist.

---

[1]) Derselbe tritt mit ganz außergewöhnlicher Deutlichkeit hervor, wenn z. B. das getrocknete Material eine Zeitlang in Wasser aufgekocht wird; Chlor-Zink-Jod färbt alsdann die Zellhaut ganz vorzüglich schön.

Außer den Polstern, welche die Basis der Seitenäste der Rispe von *Milium* (Fig. 84, *II*) einnehmen, finden wir ein derartiges kleines Organ gleicher Kategorie auch an der Hauptachse (Fig. 84, *I*), wo dasselbe unmittelbar an den Sklerenchymring angrenzt, welcher die äußeren Gefäßbündel gänzlich umschließt.

Das Gewebe der Seitenpolster zeigt sowohl in der radialen Richtung des Organes, wie auch in der longitudinalen keinen gleichartigen Bau.

Die äußeren Schichten des Polsters bestehen aus dünnwandigen Collenchymzellen (Fig. 84, *IIc*), darunter, auf dem hufeisenförmigen Sklerenchym mit den Gefäßbündeln aufliegend, befindet sich ein feinzelliges, aber ganz außerordentlich dickwandiges Collenchymgewebe, welches seinem Charakter nach außerordentlich stark an die subnodialen Gelenkelemente erinnert (Fig. 84, *IIk*).

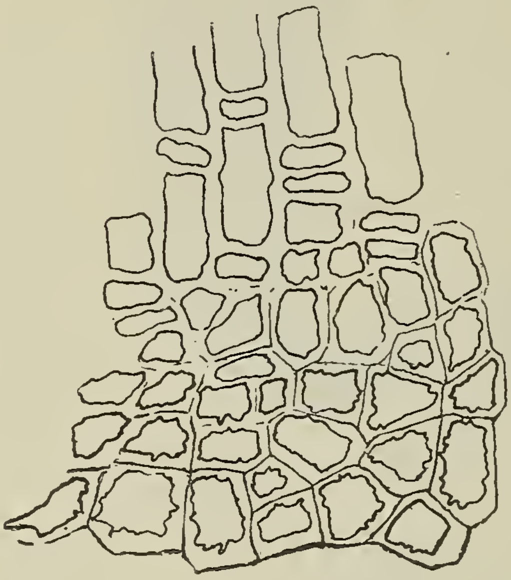


Fig. 85.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Die Epidermis des Polsters endlich besteht aus äußerst dickwandigen, stellenweise getüpfelten polygonalen Zellen (Fig. 85), welche etwas oberhalb des Polsters sich in miteinander abwechselnde flache und hohe Elemente differenzieren (Fig. 85).

Bei *Milium* bleibt auch nach dem Vertrocknen des ganzen Astes der Blütenstand weit auseinander gespreizt. Messungen ergaben, daß die Fixierung der Stellung der Achse fast immer im Moment des Maximums ihrer Spreizung stattfindet. In solchen eben erst verdorrten oder vertrockneten Knoten treten die gut ausgebildeten Polster der Seitenachsen deutlich hervor, welche in ihren alleräußersten, subepidermalen Schichten aus Zellen mit dicken, reich getüpfelten Wänden bestehen, die auf Chlor-Zink-Jod sehr schön und schnell reagieren (Fig. 83, *E*).

Stipa barbata Desf.[1])

Diese Spezies hat nach den Worten Hackels seine „Rispe weit ausgebreitet“ und verdankt diese Erscheinung ebenfalls dem sehr gut entwickelten Schwellgewebe an der Basis der Äste. Man braucht nur sogar schon im beginnenden Reifestadium befindliche Rispen in Wasser zu stellen und mit einer Glasglocke zu bedecken,

---

[1]) Unter diesem Namen der Gramineen-Abteilung des Warschauer Botanischen Gartens entnommen.

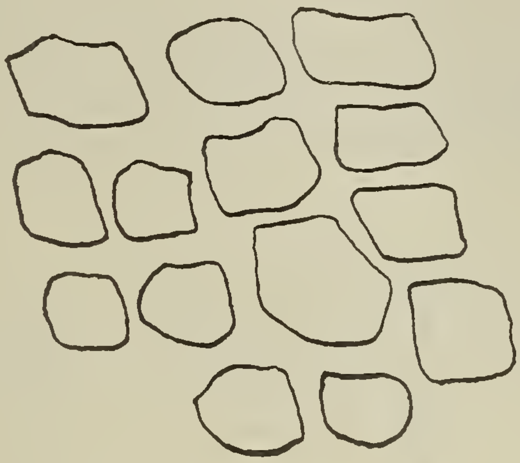


Fig. 86.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

um schon am andern Tage eine kräftige Senkung der Achsen nach abwärts konstatieren zu können.

Ebenso wie bei *Milium effusum* besitzt jeder Knoten dieser Stipaart mehrere Seitenachsen in verschiedenen Entwickelungsstufen. Die äußeren dieser Achsen sind gewöhnlich kräftiger entwickelt als die übrigen, welch letztere nur je ein, seltener je zwei Ährchen hervorbringen.

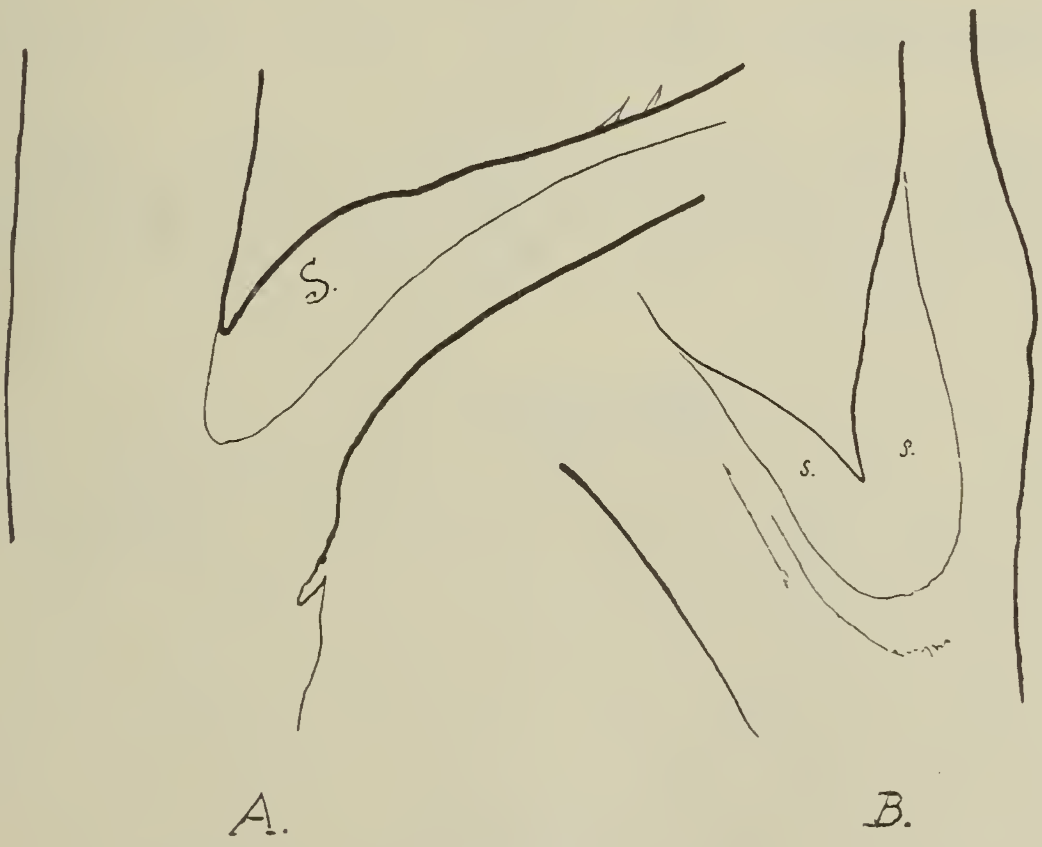


Fig. 87.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Das typische Bewegungsparenchym, welches nach außen von einer spaltöffnungslosen, kleinzelligen und dickwandigen Epidermis

(Fig. 86) umgeben ist, bildet die Polster an der Basis sozusagen jeden Zweiges, jedoch mit dem Unterschiede, daß bei den Verzweigungen der Hauptachse nur die Seitenäste damit versehen sind (Fig. 87, *A*), während sie in den Spreizungswinkeln der Achsen der höheren Ordnungen an der Basis von beiden gelagert sind, indem sie unmittelbar von der einen in die andere übergehen (Fig. 87, *B*).

Ihr Verhalten zu Alkohol und Wasser (Fig. 88) bestätigt, daß wir es mit demselben Gewebetypus zu tun haben wie bei *Milium*.[1])

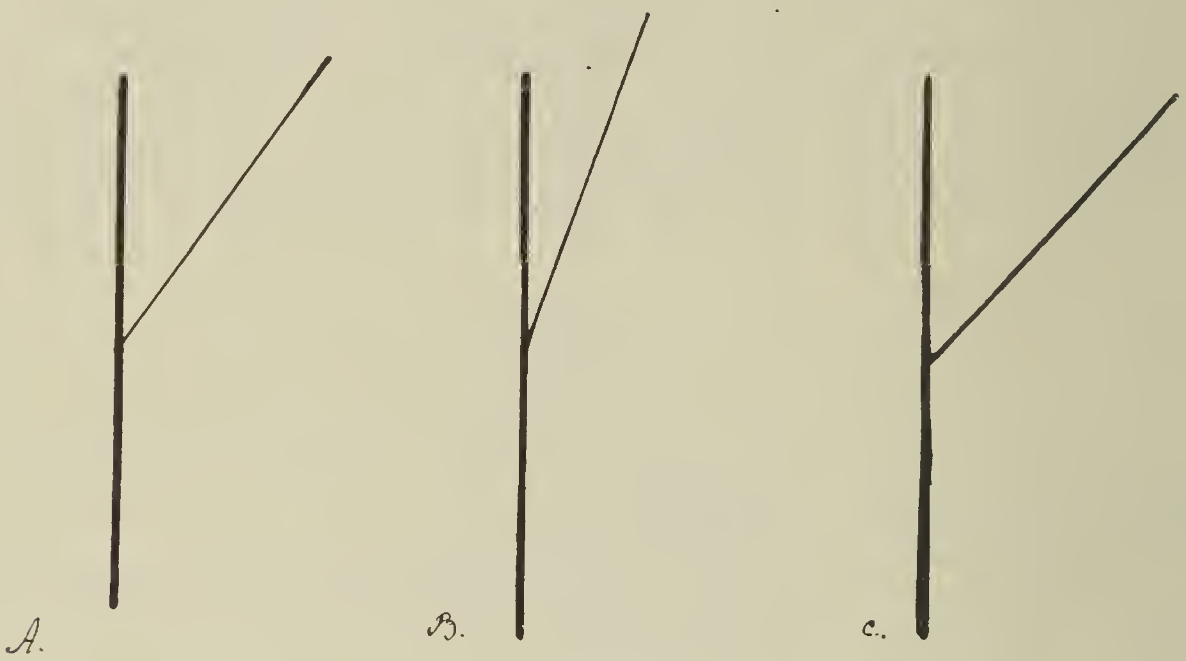


Fig. 88.

A Frisches Material. *B* In Alc. abs. (n. 12 St.). *C* In H_2O (n. 6 St.).

Wenn beim Vertrocknen des Blütenstandes die Polster unversehrt bleiben, so gestatten sie den Ästen nicht, sich gänzlich zu schließen, indem sie sich mit ihren Basen gegen die Hauptachse stemmen.

Stipa sibirica Lam.

Diese Stipaart besitzt viel weniger effektvolle und daher weniger in die Augen fallende Blütenstände. Dieser ist nicht nur hier viel kleiner, als bei der vorigen Art, sondern auch weit weniger reich verzweigt. Aus den untersten Knoten wachsen je drei Seitenachsen heraus, aus den oberen nur je zwei, wobei immer nur je eine Verzweigung des betreffenden Knotens stärker entwickelt zu sein pflegt als die übrigen. Grade diese besitzt auch das größte Entfaltungspolster von genau demselben Charakter wie bei *Stipa barbata*. Dagegen haben die Verzweigungen der zweiten und aller übrigen Ordnungen diesen Entfaltungsapparat nicht, infolgedessen der Blütenstand von *Stipa sibirica* ein ganz anderes Aussehen hat, als wie bei derjenigen von *Stipa barbata, St. capillata, St. gigantea* u. a. (bezüglich *St. pennata* siehe weiter unten.)

---

[1]) Frisches Material, in Alkohohl gebracht, schloß die Äste zusammen (Fig. 88, *B*); dasselbe Material, aus dem Alkohol in Wasser überführt, spreizte schnell die Achsen des Blütenstandes auseinander (Fig. 88, *C*).

Cinna mexicana Beauv.

Hier sind an der Basis der Seitenachsen unbedeutende Polsterchen vorhanden, welche aus polygonalen Zellen bestehen, die sich auf die Sklerenchymbasis stützen. In jeder Zelle des Polsters ist ein drüsenartiger Kristallkomplex von oxalsaurem Kalk enthalten, welcher sich in gleicher Weise, nur von viel kleinerem Umfange, auch in allen Markzellen der Achse eingelagert vorfindet.

Alopecurus pratensis L.

Bei diesem sogenannten „Fuchsschwanzgras“ sind die Seitenachsen auf eine größere oder kleinere Strecke mit dem Hauptstengel verwachsen (Fig. 89, *A*). An den Spreizungsstellen der Seitenverzweigungen ist das Sklerenchym mit dicken, getüpfelten Wänden entwickelt (Fig. 89, *B*), dessen Elemente in Querreihen gelagert sind und eine Art von „Klammern“ bilden, durch welche beide Organe miteinander verbunden werden. Eine solche Verbindungszelle, welche nach ihrem Aussehen (nicht aber

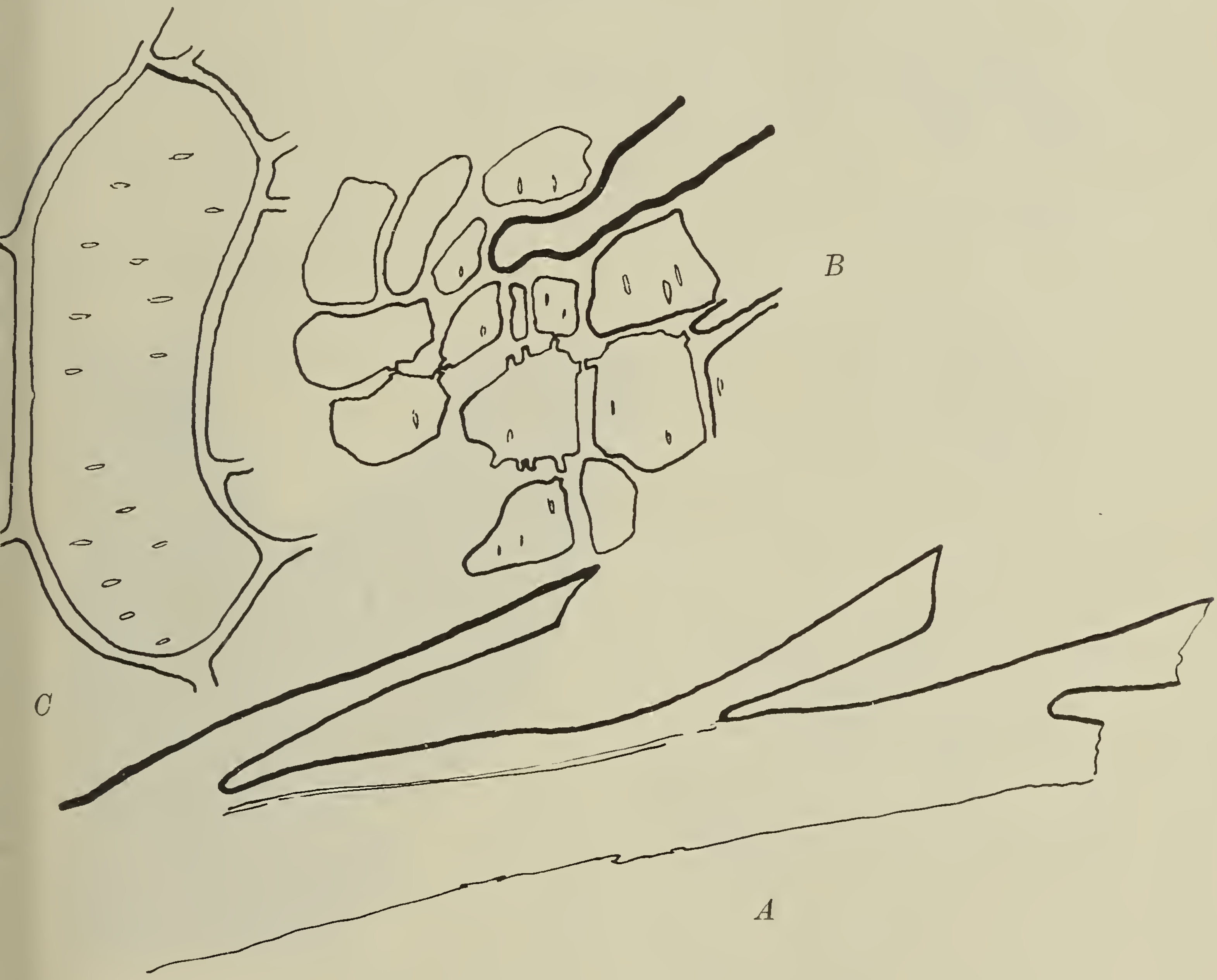


Fig. 89.
(Fig. *A* gez. m. Obj. Zeiß A_2 u. Ocul. No. 3. Fig. *B* gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3. Fig. *C* gez. m. Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 6.)

dem Charaktor der Membrane¹) nach) zum Teil an Fig. 83, *E* erinnert, ist unter stärkerer Vergrößerung in Fig. 89, *C* dargestellt.

* * *

IV. Gruppe: Phalarideae.

Hierochloa odorata Wahlbg.

Dieses Gras, welches, wie bekannt, durch seinen Duft an *Asperula odorata* L. (Waldmeister) erinnert, und außer echten zweigeschlechtigen Blüten zugleich auch rein männliche (Pollen-) Blüten hervorbringt, gehört zu denjenigen Gramineen, bei denen die Entfaltungspolster an beiden Seiten des Spreizungswinkels der Achsen entwickelt sind (Fig. 90, *C*).

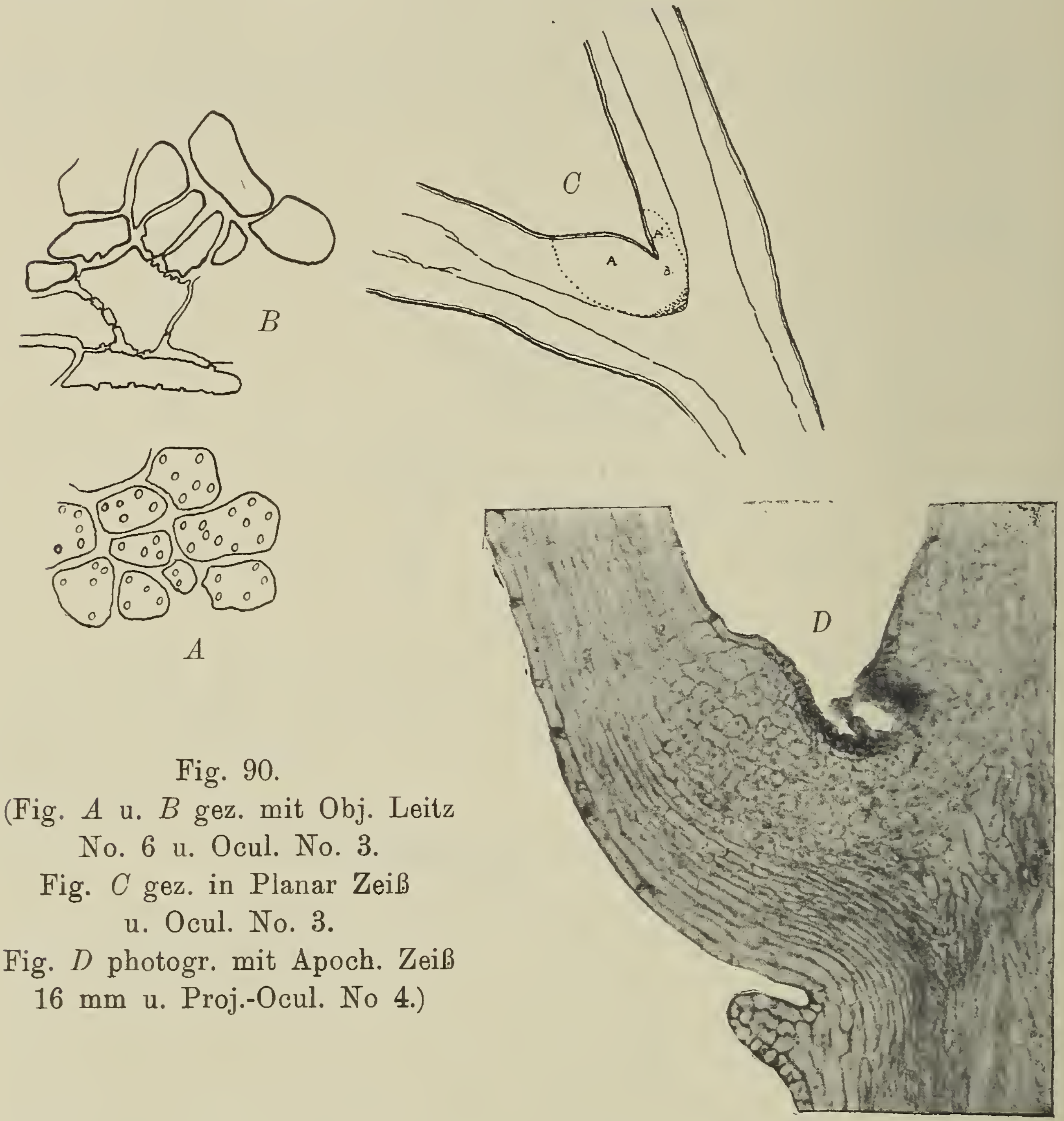


Fig. 90.
(Fig. *A* u. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.
Fig. *C* gez. in Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *D* photogr. mit Apoch. Zeiß 16 mm u. Proj.-Ocul. No 4.)

Der Seitenast besitzt ein großes, stark hervortretendes Polster, während an der Hauptachse dieses Organ viel schwächer entwickelt ist (Fig. 90, *C*). Die Lagerung der Zellen ist an der Hauptachse, sogar bei starker Spreizung der Äste, eine ziemlich regelmäßige (Fig. 90, *D*); an der Seitenachse verschwindet später die ursprüng-

---

¹) Durch ChZnJ tritt keine Färbung ein; dagegen reagiert sie deutlich bei der Behandlung mit Floroglycin und Salzsäure.

liche Symmetrie. Die unmittelbar um die Sklerenchymscheide, welche das Parenchym mit den darin enthaltenen Gefäßbündeln (Fig. 91) einschließt, herumlagernden Elemente (Fig. 91, P^{I}) sind

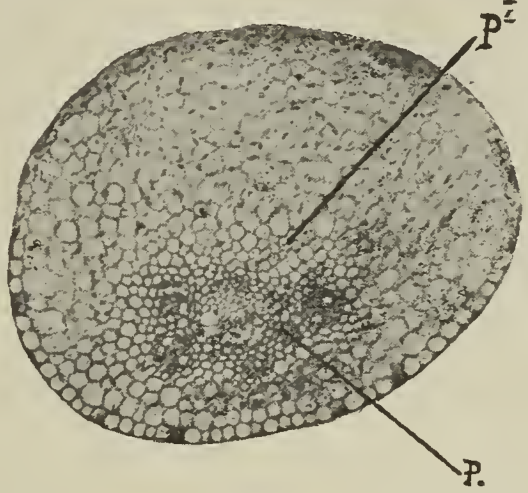


Fig. 91.
(Photogr. Apochr. Zeiß 16,0 mm u. Proj.-Ocul. No. 4.)

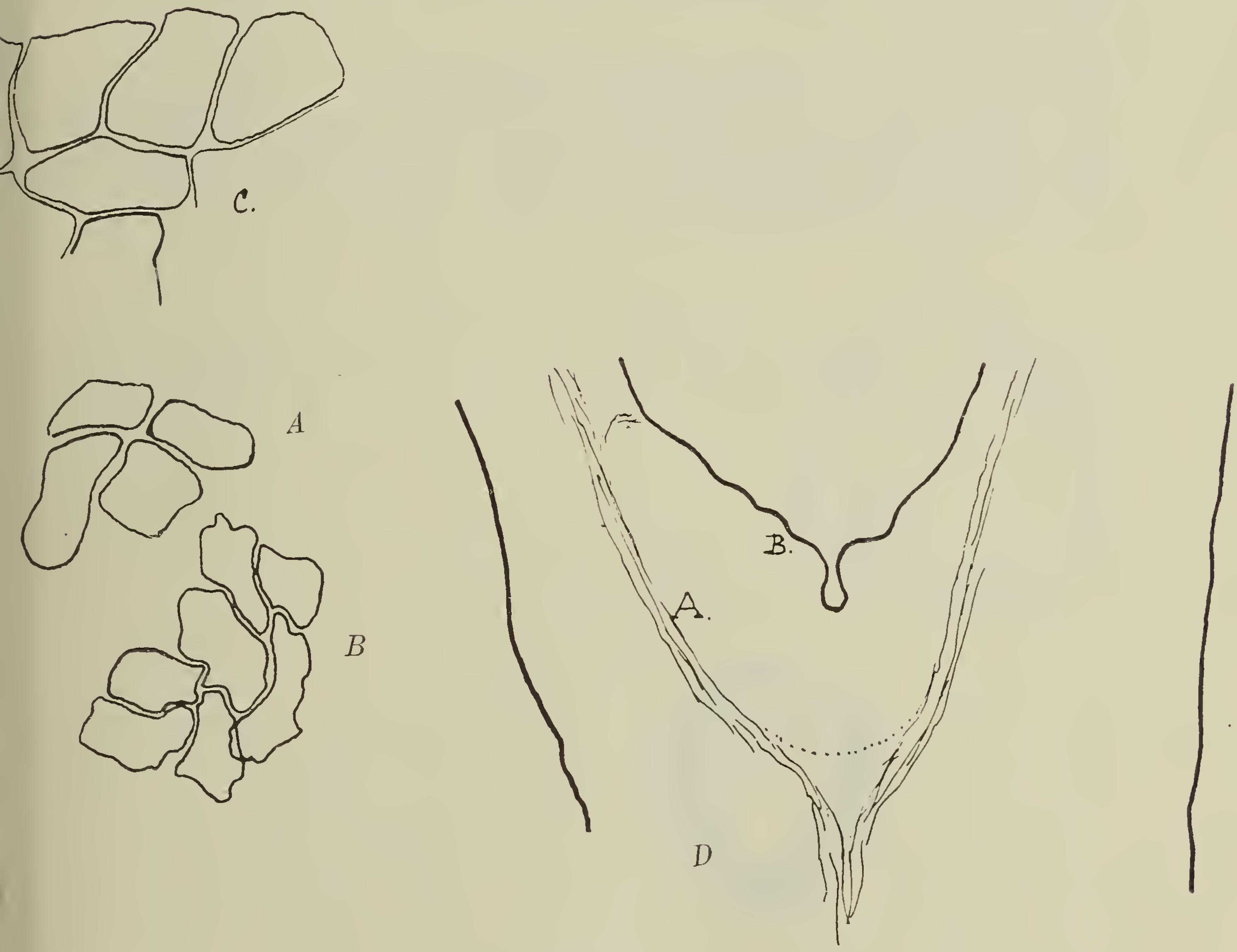


Fig. 92.
(Fig. *A*, *B* u. *C* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.
Fig. *D* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 3.)

dickwandig und sehr oft viel reicher an Chloroplasten als die höher gelegenen Zellen (Fig. 90, *A*). In der Grenzzone (Fig. 90, *B*) sind überhaupt keine Chloroplasten vorhanden.

Durch den Bau der Membrane der äußeren Zellschichten unterscheiden sich die beiden stärkefreien Parenchyme nur sehr wenig voneinander. Nur die Verbindungszone fällt durch die stärkere Tüpfelung der energidalen Membrane auf (Fig. 90, *B*, unten).

Die abgeblühten Blütenstände von *Hierochloa* schließen sich wieder nach rückwärts zusammen; ihre Seitenachsen legen sich wieder an die Hauptachse an, was besonders leicht und deutlich an den unteren Knoten beobachtet werden kann; an den oberen findet oft kein solches Zurückkehren in die frühere Stellung statt, oder doch nur in weit geringerem Grade, als es bei den unteren der Fall ist.

Das in diesem Momente betrachtete Bewegungsgelenk (Fig. 92, *D*) zeigt bei den in Olivenöl gelegten Schnitten das zusammengeschrumpfte, abgestorbene, mit Luft angefüllte Gewebe des Seitenpolsters (Fig. 92, *B*), welches sich auf regelmäßig umgrenzte Parenchymelemente stützt (Fig. 92, *A*). Form und Größe sowohl der einen wie der anderen verändern sich bei in Wasser gebrachten Schnitten sehr schnell, weil ihre Wände sich wieder strecken (Fig. 92, *C*).

Anthoxanthum odoratum L.

Das Ruchgras, welches zusammen mit *Poa, Dactylis, Avena* u. a. das sogenannte süße Heu liefert, besitzt ganz ebenso wie *Hierochloa* Bewegungsgewebe an beiden Achsen.

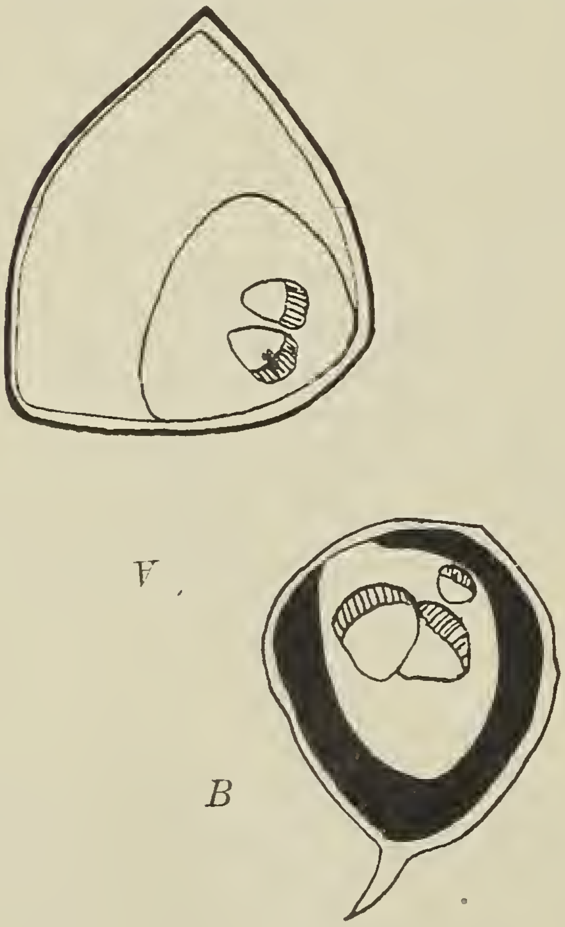


Fig. 93.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

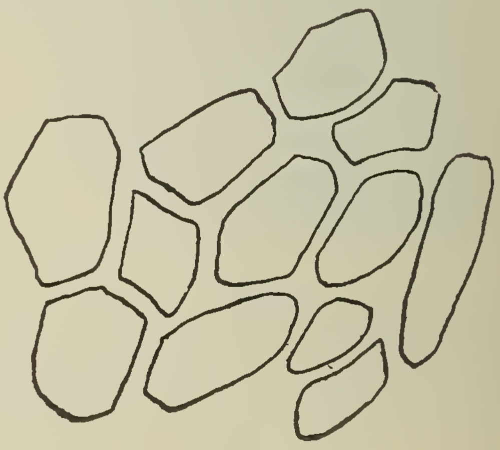


Fig. 94.
(Gez. m. Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

An der Hauptachse sind jedoch nur eine oder zwei Reihen von subepidermalen Bewegungszellen wahrzunehmen; an der Seitenachse aber sind vier bis fünf solcher Reihen vorhanden.

Alle diese genannten Elemente sind im Momente des Maximums ihrer Arbeit, wenn die kurze ährenförmige Rispe auseinandergespreizt ist, dickwandig und in den Ecken collenchymatisch verdickt. Derselbe Charakter ist auch den Zellen der Grenzzone eigen, die sofort durch ihren Mangel an Chloroplasten auffällt, den wir in den Zellen des Polsters konstatieren. Das collenchymatische Bewegungsgewebe derselben stützt sich unmittelbar auf das Sclerenchym, oder umfaßt dasselbe sogar von drei Seiten (Fig. 93, *A*). Unten stößt das die Gefäßbündel dicht umgebende Sclerenchym unmittelbar auf die Epidermis, welche im oberen Teile des Polsters gar keine Spaltöffnungen besitzt und aus genau ebensolchen Zellen, wie bei *Hierochloa,* von verschiedener Form und Größe besteht (Fig. 94).

* * *

V. Gruppe: Panicaceae.

Aus dieser vorzugsweise den Tropen angehörigen Gramineengruppe wurden in Bezug auf die Verbreitung und Entwickelung der Bewegungsorgane an den Blütenachsen die folgenden Arten untersucht: *Panicum Crus-Galli* L., *P. lineare* Krock., *P. miliaceum* L., *P. italicum* L., *P. plicatum* Lam. und *Setaria glauca* Beauv.

Panicum Crus-Galli L.

Bei dieser Spezies, deren Ähren aus einseitigen, rispig zusammengesetzten Ährchen bestehen, findet die Spreizung der an einem, an der Spitze dreikantigen Hauptstengel befindlichen Seitenachsen vermittelst der Polster des Entfaltungsgewebes statt, welches, ebenso wie z. B. bei *Dactylis,* an den unteren Verzweigungen am stärksten entwickelt ist, während die oberen fast gar kein der-

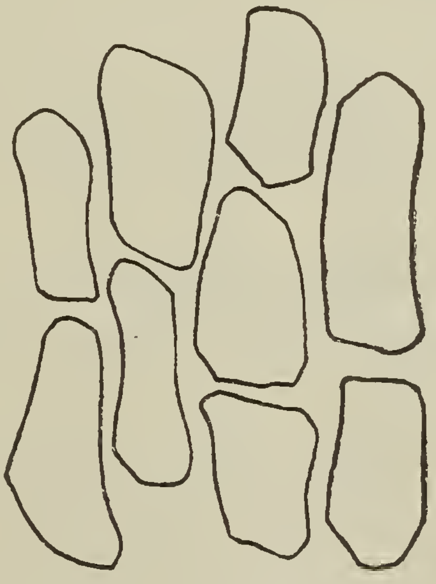


Fig. 95.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

artiges Gewebe besitzen und daher auch nur kaum merkbar von der Hauptachse abgespreizt werden.

Unter dem Polster des bei dieser Graminee ausschließlich an den Seitenachsen gelagerten Bewegungsparenchyms erstreckt sich eine mächtige Sclerenchymschicht, welche unmittelbar aus der Hauptachse nach hier herübertritt und dadurch ein Verbindungs- und Unterstützungsglied des Spreizungswinkels darstellt.

In der Jugend sind die Polster, ebenso wie bei *Panicum sanguinale* L. (Fig. 96), mit einer spaltöffnungslosen Epidermis umgeben (Fig. 95), die mit zahlreichen einfachen, einzelligen Härchen besetzt ist, deren Menge mit der zunehmenden Reife der Ähre sich stark verringert.

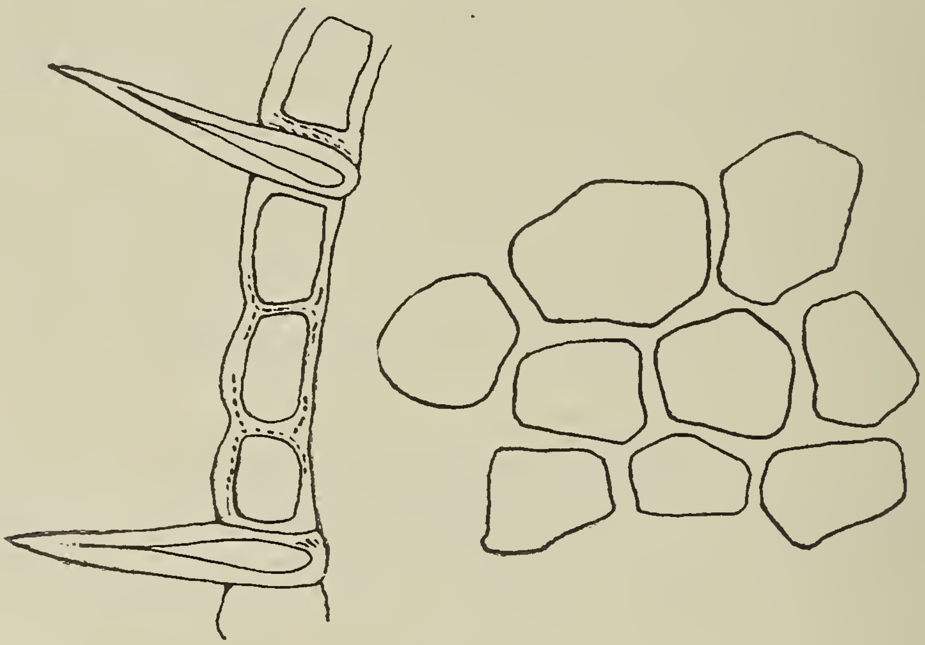


Fig. 96.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Das Vertrocknen des Entfaltungspolsters gegen Ende der Periode der Samenreife bewirkt eine Zusammenschließung des Blütenstandes, der sich schließlich gänzlich zusammenfaltet und auf diese Weise wieder zu seiner ursprünglichen Gestalt zurückkehrt.

Panicum lineare Krock.

Hier ist das Bewegungsgewebe viel kräftiger entwickelt als bei der vorerwähnten Art.

Das sich mitunter genau auf den Spreizungswinkel der Äste stützende Polster (Fig. 97) ist von ziemlich beträchtlichem Umfange und fällt nicht nur durch seinen Lagepunkt, sondern auch durch die dunkelpurpurrote Färbung seiner Epidermis sofort in die Augen. Diese letztere besitzt, wie gewöhnlich, keine Spaltöffnungen und besteht aus regelmäßigen Längsreihen von Zellen, welche in Bezug auf ihre Gestalt außerordentlich lebhaft an die Epidermis von *Dactylis* erinnert (Fig. 98).

Wenn das erwähnte Polster an die Basis der Ähre gerückt ist, was ziemlich oft der Fall ist, so ist es alsdann bedeutend kleiner, besteht jedoch auch dann, wie im ersteren Falle, aus ungewöhnlich großen Zellen, von deren Umfang uns Figur 99, *A* einen entsprechenden Begriff gibt. Aus dieser Abbildung ersehen

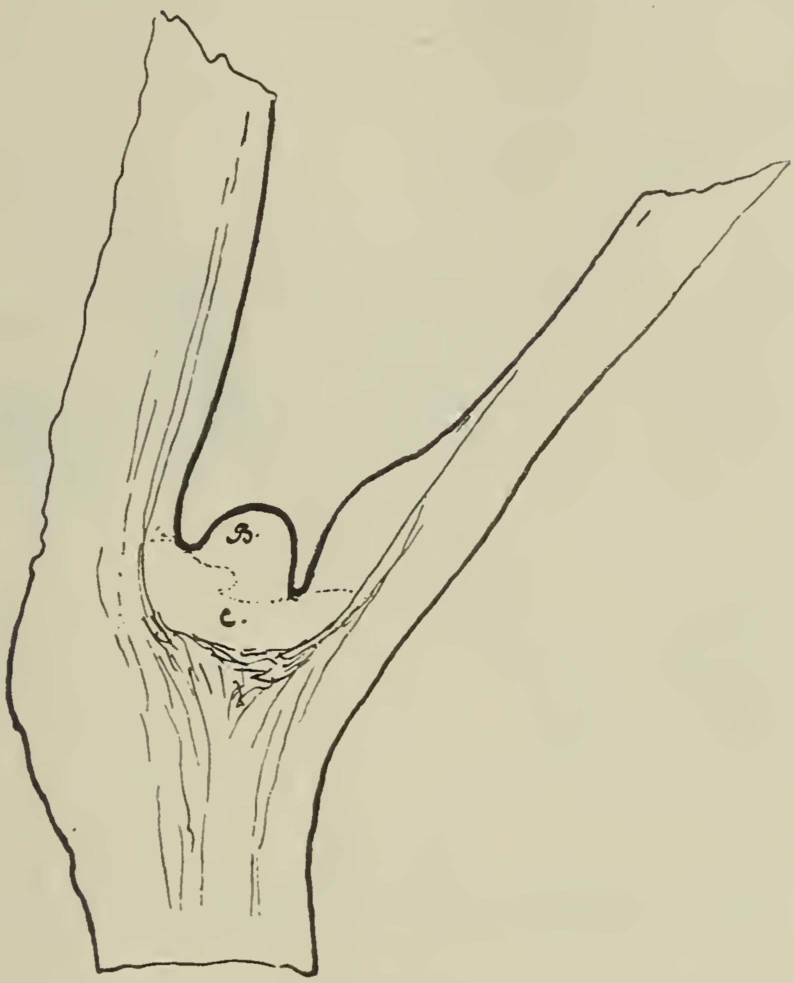


Fig. 97.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

wir zugleich auch, daß die Elemente des Polsters stark in der Radialrichtung des Organs gestreckt sind und von allen Seiten die

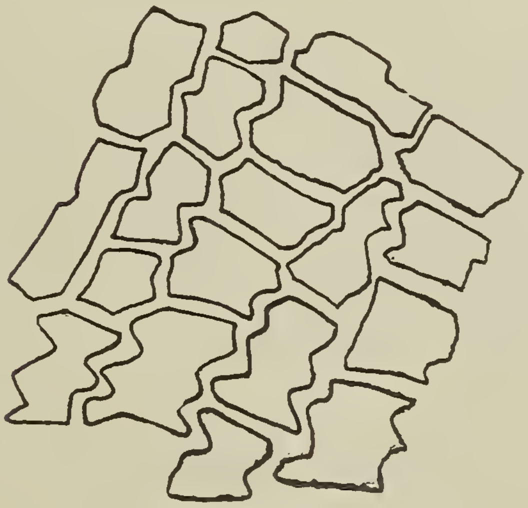


Fig. 98.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

sclerenchymatische Ablagerung umkleiden (Fig. 99, *A* s^{I}), welche ihrerseits wieder das feinzellige Sclerenchym unmittelbar umschließt (Fig. 99, *A s*), in welchem die Gefäßbündel eingelagert sind.

Falls das Polster genau im Spreizungswinkel liegt, so erstreckt sich unter demselben ein Streifen von dickwandigem, collenchymatischem Gewebe (Fig. 97, *c*), das die beiden gespreizten Äste verbindet.

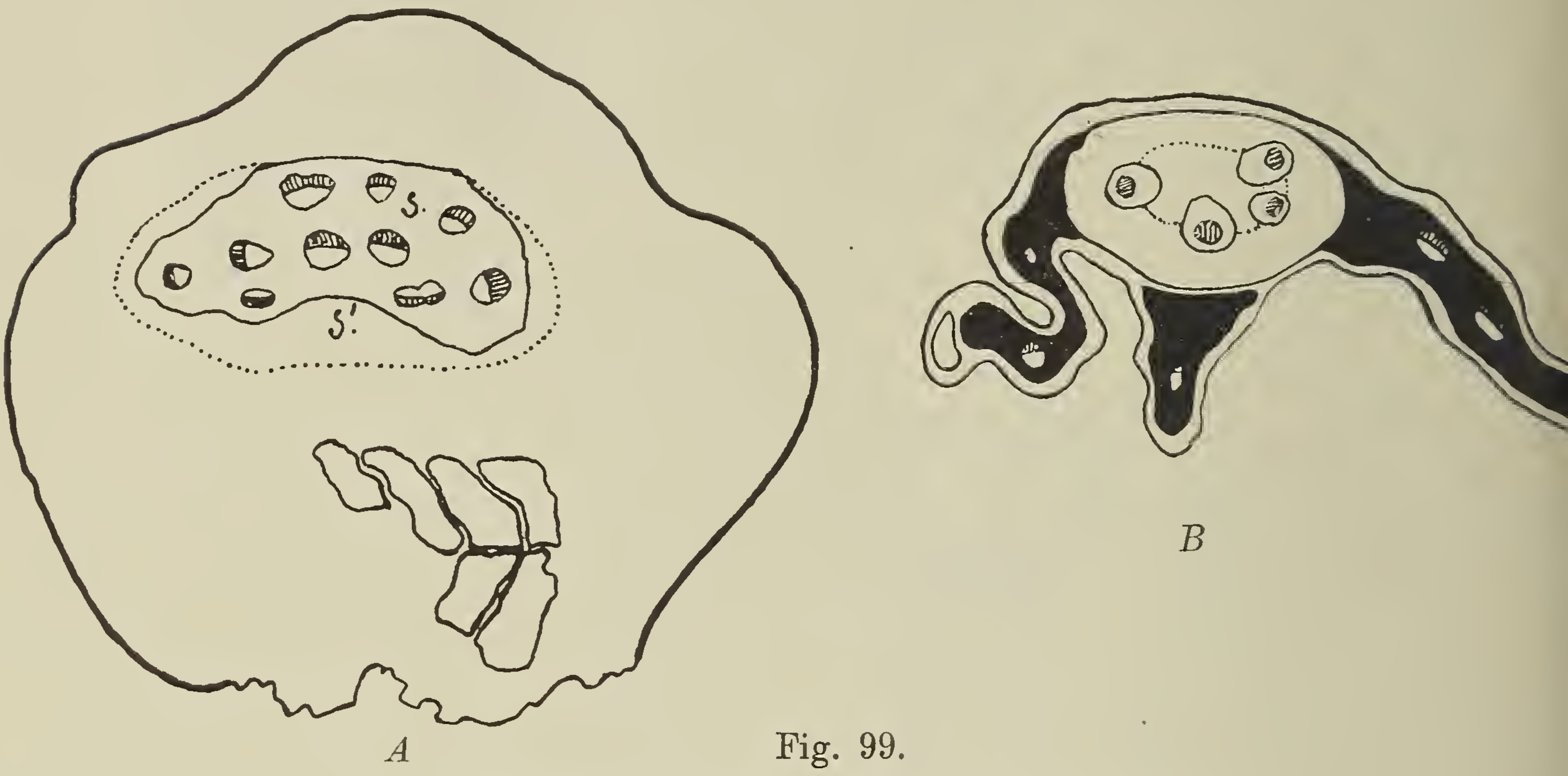


Fig. 99.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Während die Epidermiszellen durch Vakuolen, wie bereits erwähnt, dunkelpurpurrot gefärbt sind, haben die Parenchymzellen des Polsters ein farbloses Aussehen, oder besser gesagt, sie zeigen eine blaßgrünliche Färbung infolge der geringen Anzahl von Chloroplasten, welche mit den Leucoplasten zusammen um den Zellkern herum verteilt sind.

Panicum miliaceum L.

Die Hirse besitzt, im Gegensatz zu den beiden vorher genannten Arten der Gattung *Panicum,* fast gar kein Entfaltungsgewebe in ihrer weitschweifigen, überhängenden Rispe, denn an deren Seitenverzweigungen befinden sich einige Zellen, welche höchstens durch ihre Lage an das Gewebe erinnern, welches bei anderen verwandten Arten dieses bei uns so häufig angebauten Grases so ausgezeichnet entwickelt ist.

Panicum italicum L.

Die kurzen Achsen dieser Graminee spreizen sich zur Blütezeit weit von der Hauptachse ab und nehmen eine beinahe perpendikuläre Stellung zu derselben ein. Das ganze, diese Arbeit leistende Gewebe des Polsters ist aus ziemlich hohen Zellen mit dicken, stellenweise getüpfelten Membranen aufgebaut. Zwischen diesen Parenchymelementen sind einzeln oder gruppenweise Zellen von besonderer Art eingestreut, welche sich von den übrigen durch die Verdickungen ihrer Wände auszeichnen (Fig. 100).

Panicum plicatum Lam.

Diese dekorative Graminee, welche ihrer großen, ihrem Charakter nach an *Curculigo* erinnernden Blätter in unsern Gewächshäusern öfter als Zierpflanze kultiviert wird, ist mit Bewegungspolstern an der Basis der Seitenachsen des Blütenstandes ausgestattet (Fig. 101, *I*).

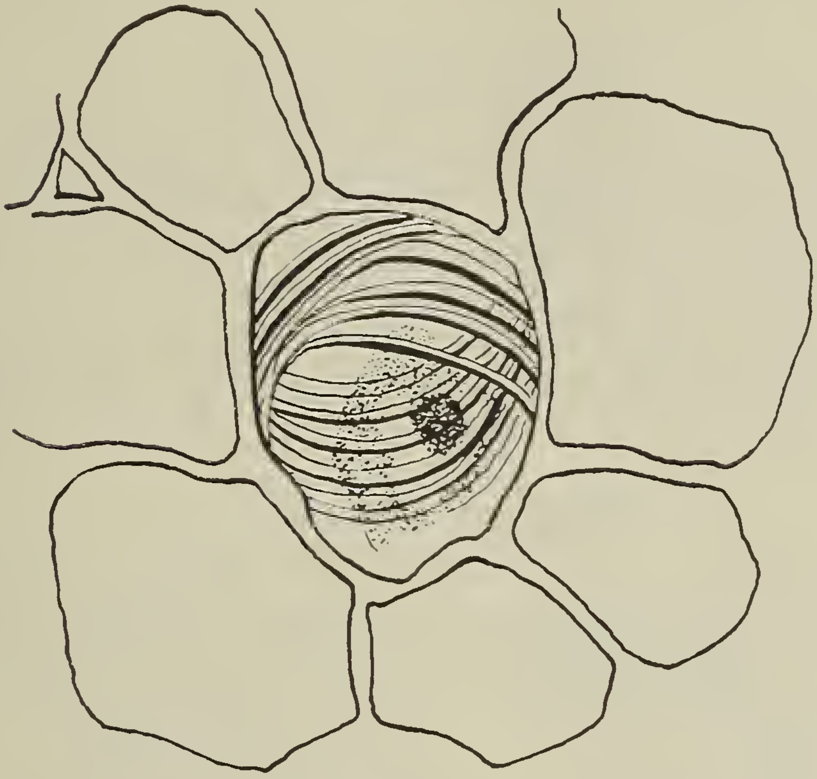
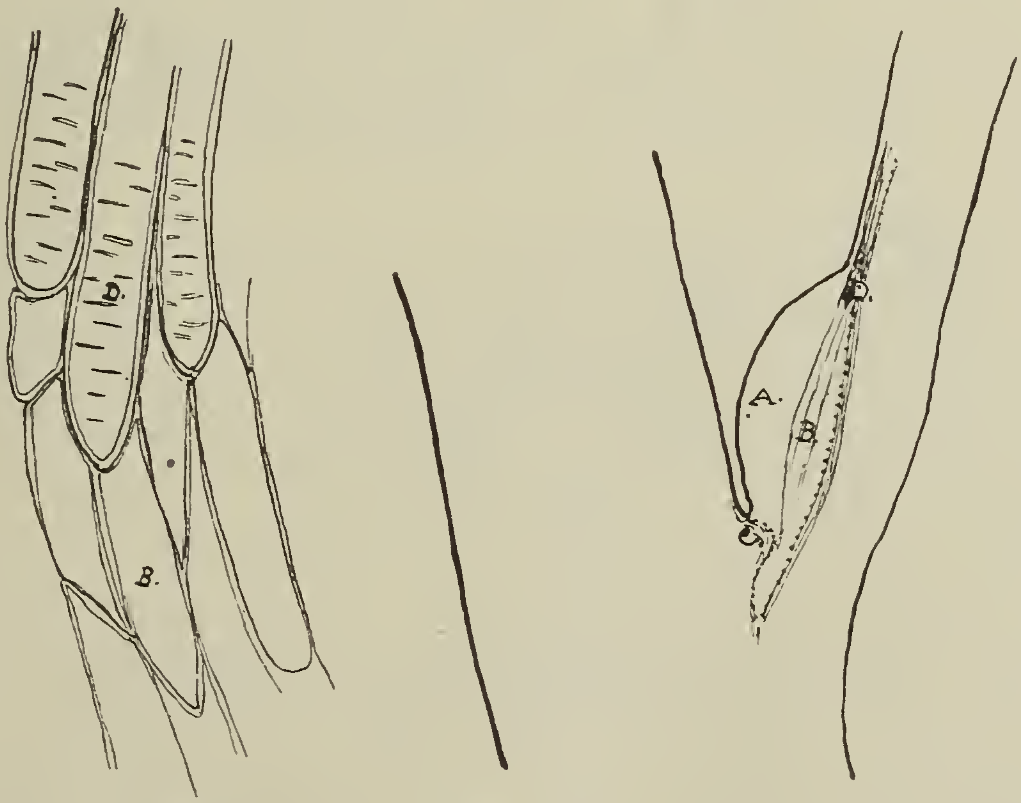


Fig. 100.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)



II Fig. 101. *I*
(Fig. *I* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *II* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

Das an Chloroplasten reiche Gewebe des Polsters stützt sich auf das subnodiale Sclerenchym (Fig. 101, *I C*), seitlich grenzt es an Prosenchym (Fig. 101, *I* u. *II* ^{B}), welches der sclerenchymatischen Scheide der Gefäßbündel anliegt. Oben keilen sich in das Prosenchym sclerenchymatische Fasern (Haberlandtsche Bastfasern) mit einfachen Quertüpfeln ein (Fig. 101, *I* ^{D} u. *II* ^{D}).

Setaria glauca Beauv.

An der ganzen Länge der Seitenachsen, welche am Ende ein becherförmiges Lager haben, läuft eine kleine Walze von chlorophyllführendem Gewebe entlang, welche nach außen von einer sehr hochzelligen Epidermisschicht umgeben ist, die mit zugespitzten einzelligen Härchen bekleidet ist. Typische Bewegungspolster, oder überhaupt irgend welche Gewebe ähnlicher Art sind hier nicht vorhanden.

Paspalum dilatatum L.

Diese tropische, als Futtergras vorzügliche Graminee spreizt ihre seitlichen Trauben fast unter einem rechten Winkel von der Hauptachse des Blütenstandes ab. Eine derartige Stellung verdanken die Seitenäste einerseits dem verhältnismäßig nicht großen Polster, welches sich an deren Basis befindet (Fig. 102, *I*), andererseits einer oberhalb des Polsters an der Achse selbst vorhandenen Biegung. Unmittelbar über dieser Biegungsstelle verbreitert sich die Achse blattförmig an ihrem oberen Teile und trägt an demselben die Reihen von kleinen Ährchen.

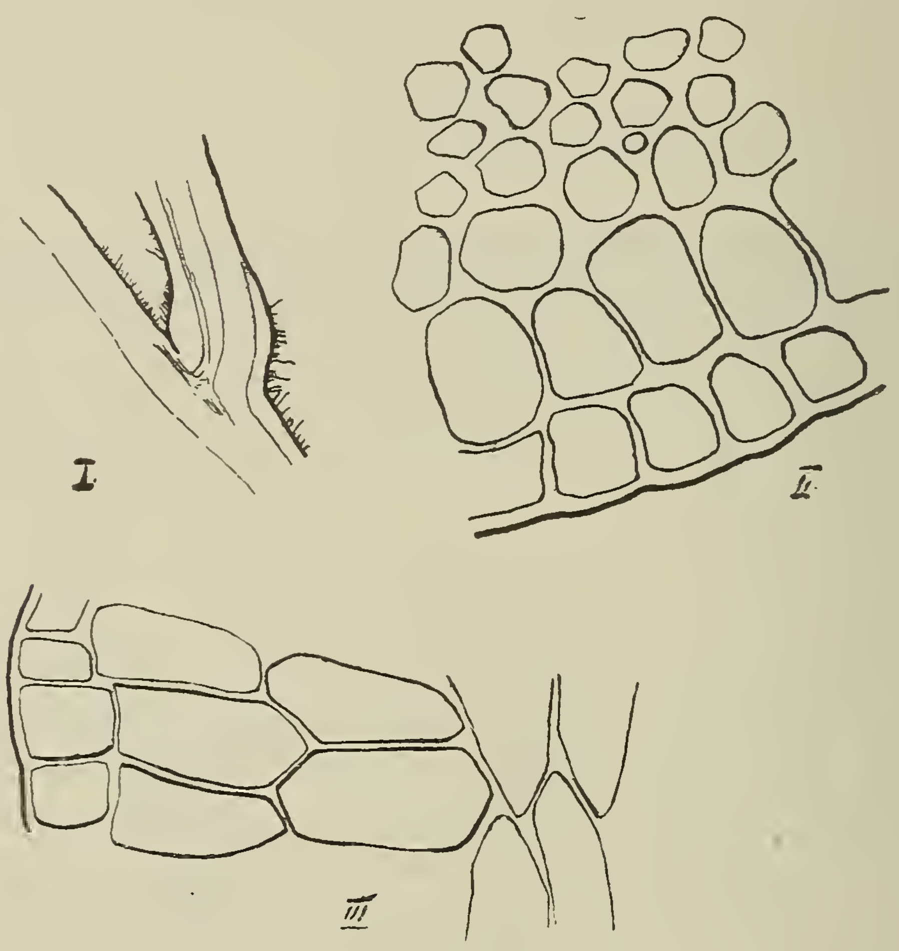


Fig. 102.
(Fig. *I* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *II* u. *III* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Im Längsschnitte des Bewegungsgelenkes tritt (mit besonderer Deutlichkeit bei der Einwirkung von ChZnJ) die Hülle der Gefäßbündel hervor. Sie besteht aus prosenchymatischen Elementen (Fig. 102, *III*), um welche von außen das in der Radialrichtung des Organes aus stark gestreckten Zellen bestehende Parenchym gelagert ist (Fig. 102, *III*).

Der Inhalt der Parenchymzellen schließt eine beträchtliche Menge von Chlorophyllkörnern ein, welche in einer submembranalen Plasmaschicht eingelagert sind, in der auch der Zellkern eingeschlossen ist. Der letztere befindet sich in den frühesten Stadien der Entwickelung des Blütenstandes an den oberen Wandungen der Energiden des Bewegungspolsters. Dieses ist von einer feinzelligen Epidermis umgeben, die mit einer großen Anzahl von einfachen Härchen bedeckt ist (Fig. 103, *A*), die besonders kräftig an der entgegengesetzten Seite der Achse entwickelt sind. Die prosenchymatischen Elemente der Gefäßbündelscheide reichen bis unter den Spreizungswinkel der Achsen und gehen unmittelbar auf die Hauptachse über, wo sie an das subepidermale Parenchym anstoßen, welches rund um die gerippte Oberfläche des Stengels verläuft.

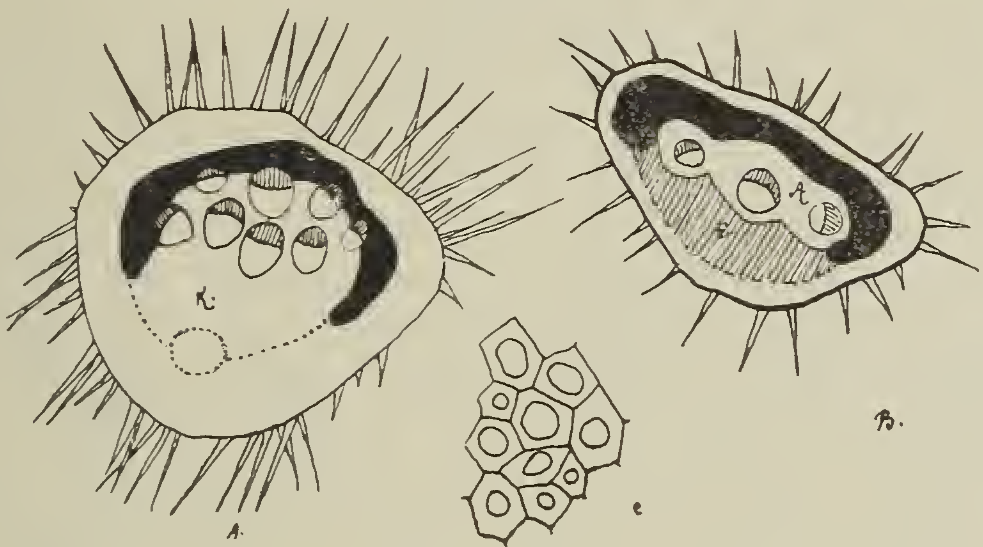


Fig. 103.
(Fig. *A* u. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.
Fig. *C* mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Im Querschnitte des Gelenks (Fig. 103, *A*) bemerkt man eine Konzentration und gleichzeitige Zunahme der Anzahl der Leitbündel am ventralen Teile der Achse (Fig. 103, *A*). Während oberhalb des Polsters die Gefäßbündel in einer Reihe liegen (Fig. 103, *B*), sind sie unterhalb derselben in zwei oder auch in drei Etagen gelagert.

Die prosenchymatisch gestreckten Elemente der Gefäßbündelscheide im Querschnitte weisen deutlich auf den collenchymatischen Charakter derselben hin (Fig. 102, *II*), welcher sich weiter oben im Internodium verändert, wo dann um die Leitbündel herum Sclerenchym auftritt. Dort verdicken sich die Wandungen der genannten Zellen (Fig. 103, *B*; schraffierter Teil) außerordentlich stark und zugleich auch überall fast ganz gleichmäßig (Fig. 103, *C*), behalten aber die Eigenschaft bei, ihre Membrane durch Chlor-Zink-Jod intensiv zu färben.

Unter dem Gefäßbündelkomplexe, im Gelenkteile der Achse sowohl, als auch in der sclerenchymatischen Scheide der Bündel, im internodialen Teile derselben, welcher zwischen dem Polster und der blattartigen, mit den Ährchen besetzten Verbreiterung liegt, erstreckt sich eine von den Seiten nach oben gebogene Platte von Parenchymgewebe, die mit Stärkekörnern angefüllt ist (Fig. 103; geschwärzter Teil), welch letztere nur in ganz spärlicher Anzahl hier oder dort oberhalb der Gefäßbündel vorkommen.

* * *

VI. Gruppe: Oryzeae.

Zizania aquatica L.

Zizania aquatica L. (syn. *Hydropyrum esculentum* Lk.), ein Bewohner der Seen und Flüsse Nordamerikas und Asiens, ist ein außergewöhnlich interessanter Vertreter dieser Gramineengruppe. Von dieser auch unter dem Namen „Tuscarora Rice" oder „Indian Rice" bekannten Gramineenart werden nach Hackel[1]) „die Früchte von den Indianern alljährlich in großen Mengen als Nahrungsmittel gesammelt; auch sorgen diese durch Aussaat für weitere Verbreitung der Pflanze." Dieses breitblätterige Gras hat getrennt geschlechtliche Blüten: am unteren Teile des Blütenstandes befinden sich die männlichen, am oberen die weiblichen Blüten. Während erstere zur Zeit der Befruchtung an seitlich abgespreizten Achsen sitzen, befinden sich die letzteren im Gegenteil an dem Hauptstengel angeschmiegten Achsen. Ein derartiger Zustand dauert aber nur bis zur Beendigung der Blüteperiode. Nach Ablauf derselben, wenn die männlichen Blüten zu welken und abzufallen beginnen, entwickeln die oberen, fruchttragenden („2 cm lange und 1 mm dicke Caryopsen")[2]) Achsenpolster von Schwellgeweben, welche die Äste unter einem Winkel von 45°, oder mitunter auch mehr, abspreizen. Eine solche Sukzessivität der Spreizung der Achsen (welche Hackel mit keinem Worte erwähnt) gab Veranlassung zu der Annahme, daß möglicherweise eine so späte Spreizung der oberen Äste durch einen Mangel an denjenigen Stoffen hervorgerufen werden könnte, welche in die unteren Achsen wandern, d. h. daß sie von den letzteren hier sozusagen für örtliche Bedürfnisse zurückbehalten werden.

Zur Lösung dieser Frage wurden an jungen, kaum aus der Blattscheide herauszutreten beginnenden Blütenständen bei mehreren Exemplaren[3]) alle Äste mit männlichen Blüten abgeschnitten, um die gesamte Vorratsmasse an organischen Stoffen unmittelbar in den weiblichen Teil der Blütenstände zu leiten.

---

[1]) cf. Engler u. Prantl, Nat. Pfl.-Fam. *Gramineae*. Abt. 2. T. II. p. 39.

[2]) l. c. p. 40.

[3]) Der Versuch wurde mehrmals im Jahre 1907 angestellt und mit demselben Resultate nochmals im Jahre 1908 wiederholt, als *Zizania* im genannten Jahre gegen Ende des Sommers im Warschauer Botanischen Garten ungewöhnlich üppig blühte.

Die weiteren Beobachtungen an diesen letzteren zeigten jedoch, daß trotz der erwähnten Operation keinerlei Unterschiede in der Stellung der weiblichen Ähren wahrgenommen werden konnte, und daß daher die Ursache der späteren Spreizung des weiblichen Teiles des Blütenstandes nicht abhängig ist von einem Zurückhalten der Zufuhr von Nährstoffen durch den sich zuerst abspreizenden männlichen Teil des Blütenstandes. Hierzu muß noch bemerkt werden, daß eine Veränderung in der Lage des Blütentriebes auf den Entwicklungsgang nicht den geringsten Einfluß ausübte.

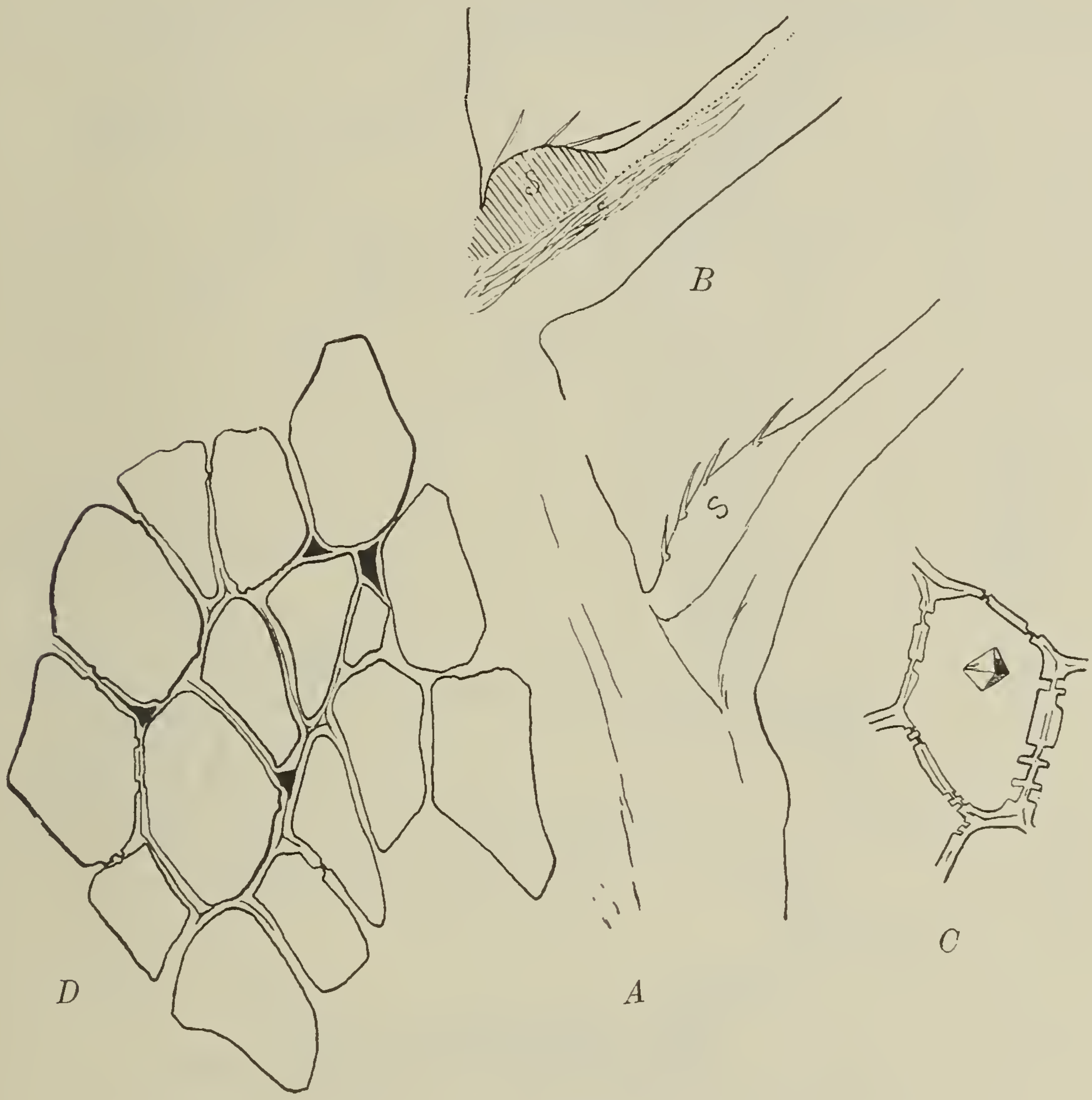


Fig. 104.
(Fig. *A* u. *B* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. Leitz No. 3.
Fig. *C* u. *D* gez. mit Obj. Leitz 8 u. Ocul. No. 3.)

Was den anatomischen Charakter des arbeitsfähigen Gewebes anbetrifft, so stellt dasselbe an den Achsen kleine Erhöhungen dar (Fig. 104, *A*), welche ausschließlich an den Basen der Verästelungen gelagert sind und aus kompaktem Parenchymgewebe bestehen. Die Zellen desselben sind außerordentlich chlorophyllreich, weshalb das Polster sich durch seine Farbe scharf abhebt von der mächtigen Schicht des tiefer liegenden Collenchyms (Fig. 107, *I* u. *II*, ^{K}), das aus Elementen besteht, welche in der Längsrichtung keilförmig ineinandergreifen (Fig. 107, *III*, Querschnitt; *IV*, Längsschnitt). Fast jede einzelne Zelle des Parenchyms des Polsters ist mit einem Solitair-Kristalle von oxalsaurem Calcium $[(COO)_2Ca]$ versehen[1] (Fig. 104, *C*), wie solches in gleicher Form, jedoch in viel

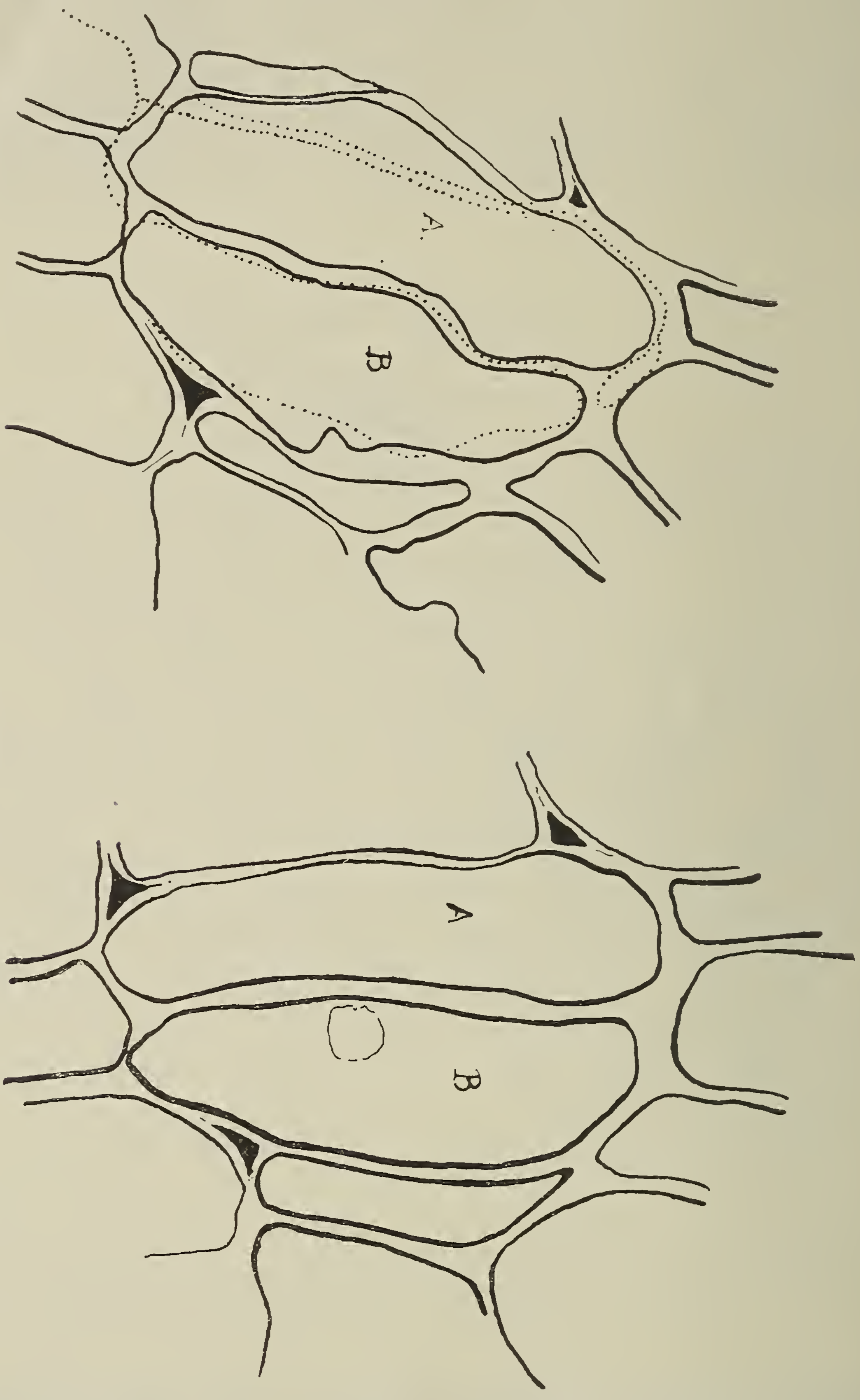


Fig. 105.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 3.)

---

[1] Daß die Kristalle in den Gelenkpolstern keine seltene Erscheinung darstellen, ersehen wir aus den Untersuchungen von Dalitsch (Beitrag zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen) und Moebius. Was ihre Bedeutung und Genesis anbelangt, so spricht der letztgenannte Autor folgende Vermutung aus: „Vielleicht werden die Kristalle, welche ursprünglich nur als Sekrete beim Stoffwechsel auftreten, hier (*Robinia viscosa*, *R. Pseudo-Acacia*, *Erythrina crista-Galli*, *Amorpha Lewisi*, *Virgilia grandis*, *V. lutea* und *Glycyrhyza glabra)* noch zu einer mechanischen Funktion verwendet, während dies in anderen Fällen nicht geschieht.“ (l. c. p. 57.) Vgl. auch Adolf Sperlich, l. c. S. 83 u. f.

größerer Anzahl sich auch in den Polstern der oberen Teile des Blütenstandes auskristallisiert (Fig. 104, *B*), die aus höheren, dünnwandigeren und dabei weniger dicht zusammengedrängten Elementen bestehen, wie sie zum Beispiel in Figur 104, *D* im Längsschnitt der Achse dargestellt sind.

Besonders hohe Elemente fand ich in den Polstern solcher Blütentriebe, welche aus irgend einem Grunde nicht in der freien Luft, sondern unter der Wasseroberfläche ausgereift waren (Fig. 105, *A*).

Unter der Einwirkung von Alkohol absolutus schrumpften die Wände dieser Zellen sofort zusammen (Fig. 105, *B*; nicht punktierte Linie); bei ihrer Überführung in Wasser quollen sie wieder auf, wobei die das Gewebe zusammensetzenden Elemente wieder die im Leben innegehabte Form annahmen (Fig. 105, *B*; punktierte Linie); da aber hierbei alle Reaktionen auf Turgorogene ein durchaus negatives Resultat ergaben, so wird bei *Zizania* augenscheinlich die Spreizung der Äste fast ausschließlich durch physikalische Fähigkeiten der Zellmembrane bewirkt.

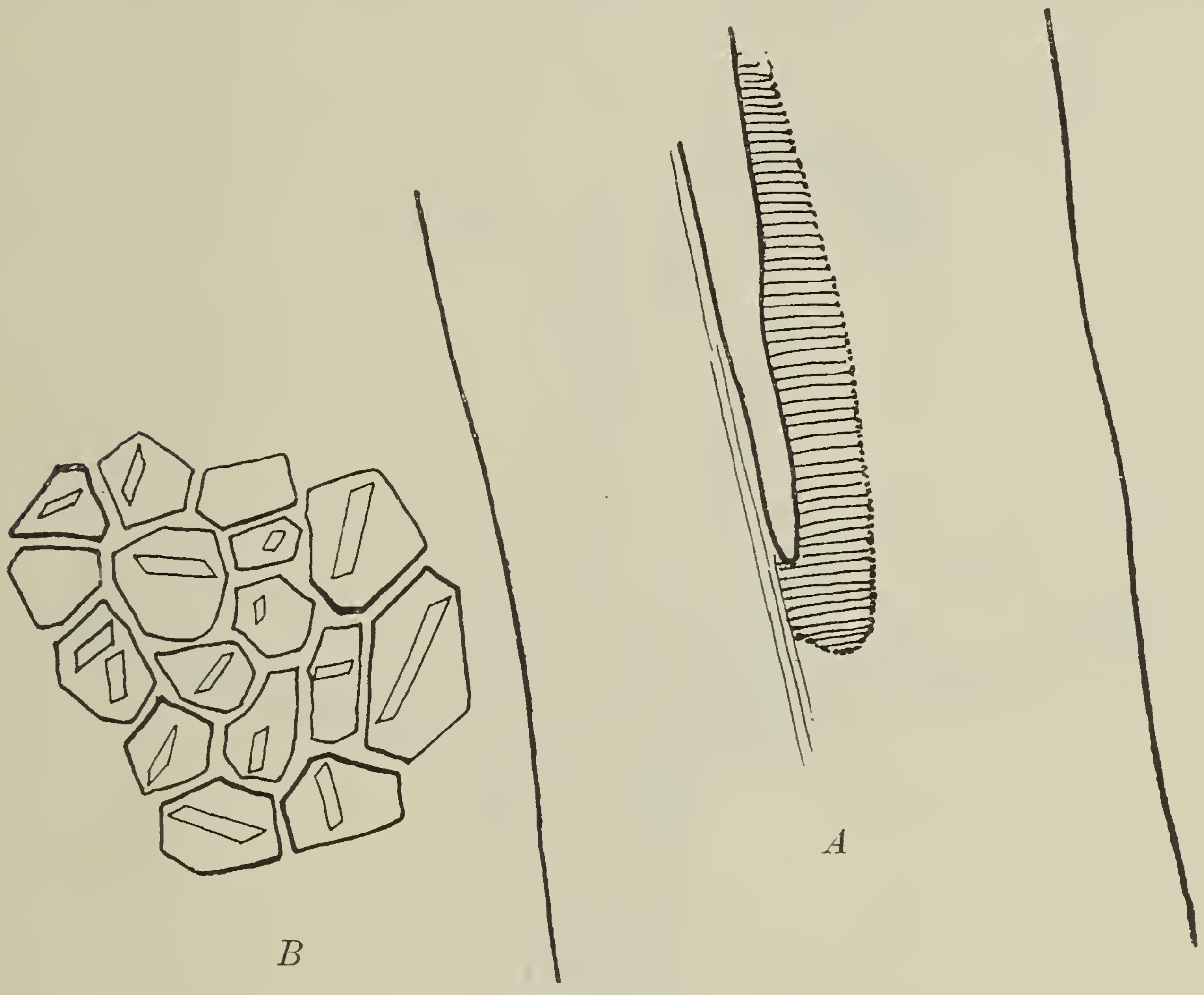


Fig. 106.
(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 3.
Fig. *B* gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

An nicht abgespreizten Achsen (Fig. 106, *A*), und dies pflegen in den meisten Fällen diejenigen zu sein, an denen überhaupt keine Fruchtbildung stattfindet, sind gar keine Polster wahrzunehmen, und deren Stelle wird von feinzelligem Gewebe eingenommen, in dessen Innern eine große Menge von oxalsauren Kalkkristallen sichtbar ist, die aber eine andere als die gewöhnlich vorkommende Gestalt haben (Fig. 106, *B*; Längsschnitt).

Was die Epidermis anbetrifft, so ist dieselbe auch hier, wie gewöhnlich, ohne Spaltöffnungen und besteht aus polygonalen Zellen, zwischen welchen besondere kleine Elemente zerstreut liegen, welche sehr lange, einzellige, dickwandige Härchen hervorbringen (Fig. 104, *A* u. *B*).

Da die Höhen- und Breitendimensionen der Achsen in den unteren und oberen Teilen des Blütenstandes verschiedene sind, so war es interessant, festzustellen, ob dadurch nicht der innere Bau der Bewegungsgelenke beeinflußt wird. In Bezug auf Größe sind diese Organe unbedingt im weiblichen Teile des Blütenstandes größer (Fig. 107, *I*) als im männlichen (Fig. 107, *II*).

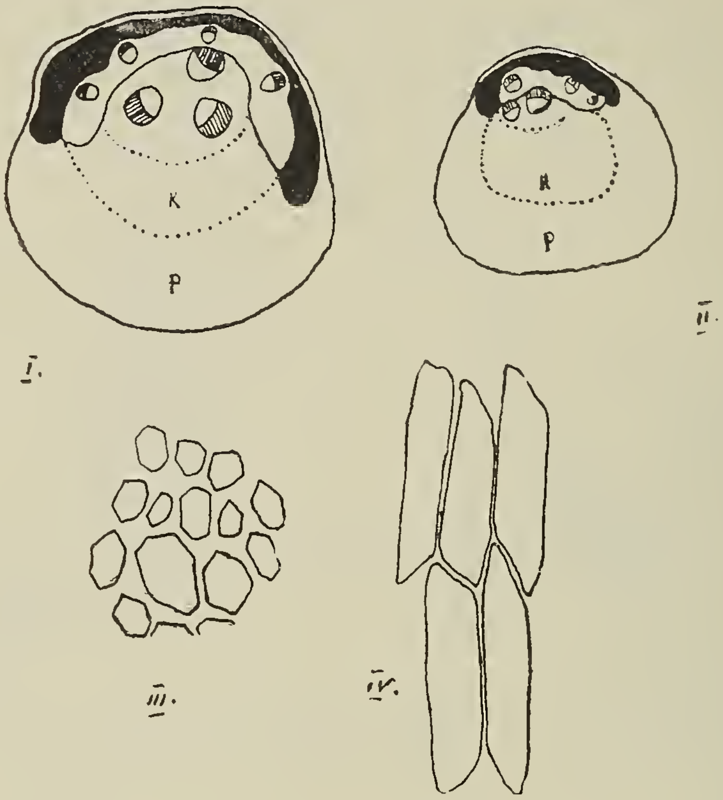


Fig. 107.

(Fig. *I* u. *II* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *III* u. *IV* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Aber bei der Vergleichung des Bewegungsparenchyms (Fig. 107, *I* und *II* ^{P}), des darunter lagernden Collenchyms (Fig. 107, *I* und *II* ^{K}) und des teilweise verholzten Markes, in welchem die großen Gefäßbündel liegen, zeigt es sich, daß dieses letztere in den männlichen Polstern, wenn man sich so ausdrücken darf, nur sehr schwach ausgedrückt ist, während das Collenchym einen großen Raum einnimmt (Fig. 107, *II* ^{K}). Der äußere parenchymatische Teil ist in den männlichen Polstern ebenfalls ein wenig mehr entwickelt als in den weiblichen, da er das ganze Organ tiefer umfaßt, indem er in diesen wie in jenen Polstern unter der hufeisenförmig gebogenen sclerenchymatischen Platte in das chlorophyllführende schwammige Parenchym übergeht.

Oryza sativa L.

Der zweite Vertreter dieser Gruppe, der mir während der Blütezeit zur Verfügung stand, *Oryza sativa* L. (Reis), spreizt die Achsen seiner nickenden, zusammengesetzten Ähre überhaupt nicht (vergl. die Abbildung von Nees in den „*Gramineae*“ von Hackel), da die hierzu notwendigen Organe fehlen. Das Gelenk der Achsen wird hier von einer mächtigen Sclerenchymschicht eingenommen, welche keilförmig tief in den Knoten des sich verzweigenden Halmes eindringt.

* * *

VII. Gruppe: Aveneae.

Gleichwie die Stammart *Avena fatua* L. oder z. B. wie *Avena sterilis* L. (Fig. 108, vierfach vergrößert)[1], so besitzt auch *Avena sativa* gut entwickelte Polster an den Seitenachsen (Fig. 109, *A*),

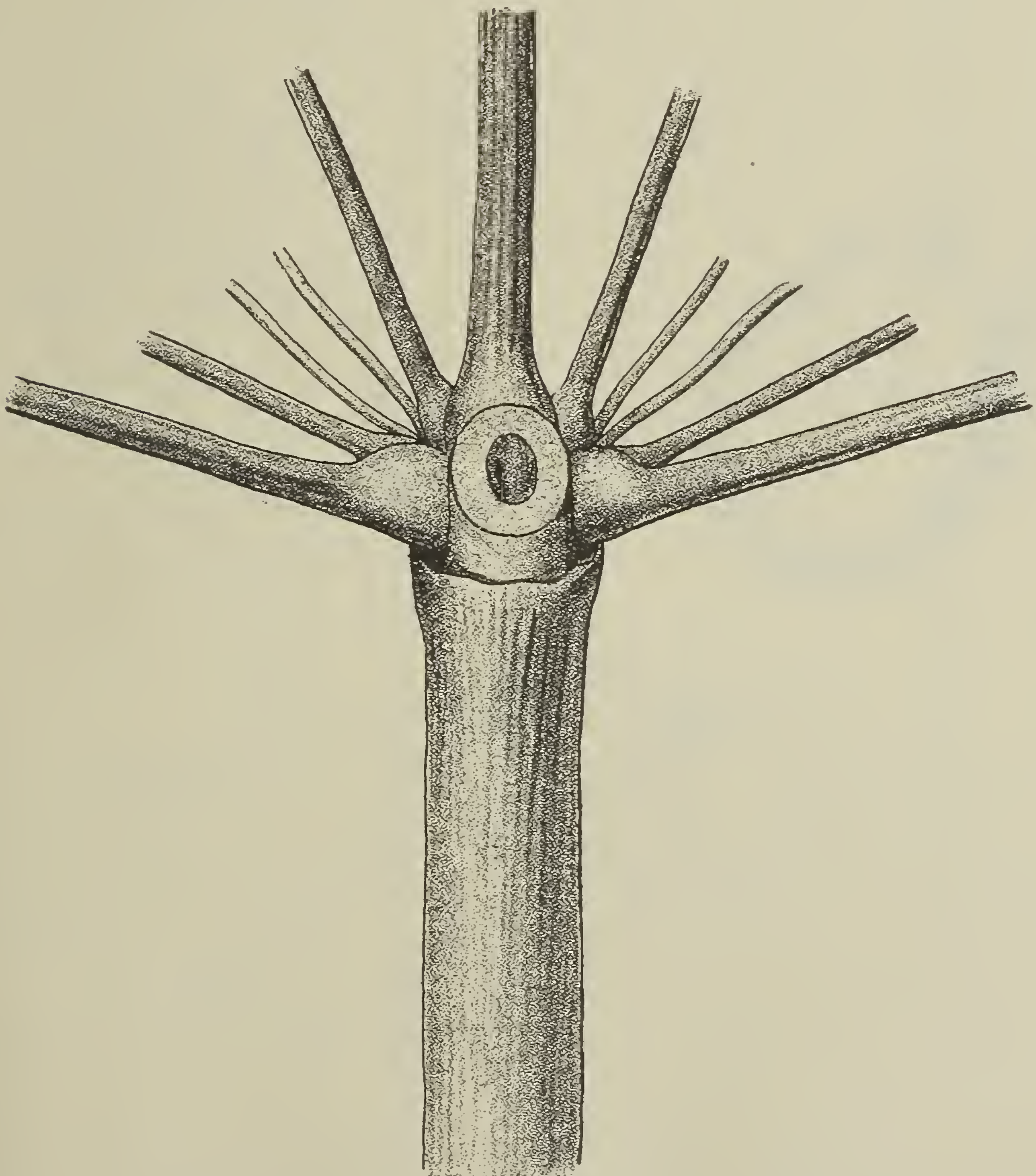


Fig. 108.

---

[1] Abbildung No. 108 verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Goebel.

deren am Knoten gewöhnlich 1 bis 3, manchmal auch deren mehr, vorhanden zu sein pflegen.

Der höchste Moment der Tätigkeit tritt bei *Avena sativa* während der Blüteperiode der Achse ein, was schon aus jeder der allgemein bekannten Darstellungen des Blütenstandes dieses Grases ersichtlich ist. Bei der eintretenden Samenreife schließt der Blütenstand seine Äste mehr oder weniger zusammen, wobei sich die letzteren mitunter nur eng an die Hauptachse anschmiegen.

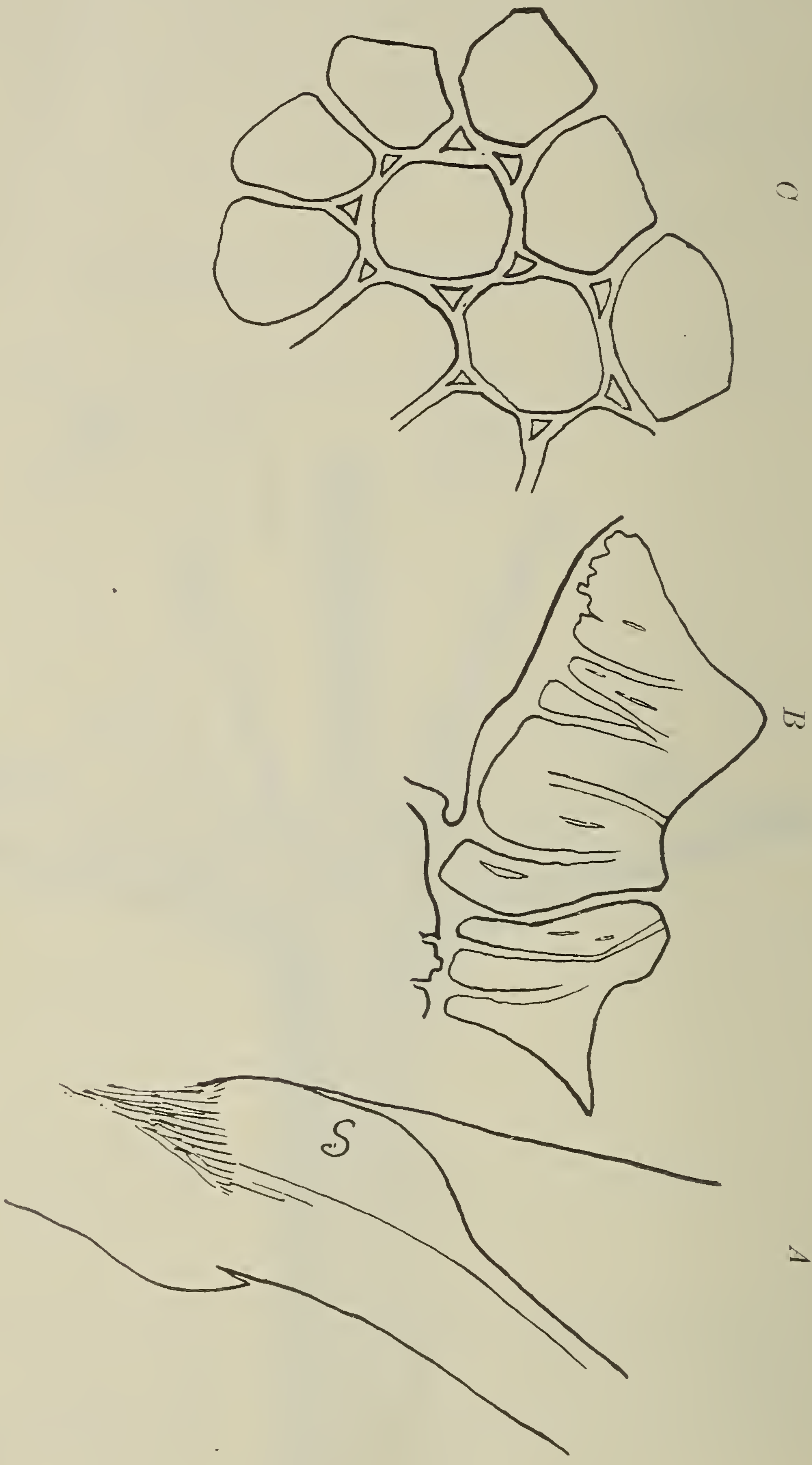


Fig. 109.
(Fig. *A* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6. Fig. *B* u. *C* gez. mit Obj. Zeiß No. 8 u. Ocul. No. 6.)

Es kommt aber auch vor (und dies beobachte ich besonders häufig im Herbste in der Gramineen-Abteilung des Warschauer

Botanischen Gartens, und zwar nicht nur bei *Avena*, sondern ebenfalls auch bei *Dactylis* und anderen Gräsern), daß die Polster sich überhaupt nicht entwickeln, und dann bleibt der Blütenstand während der ganzen Dauer seiner Existenz geschlossen. In solchen Fällen bemerkt man an Stelle des Entfaltungsgewebes chlorophyllführendes Parenchym von demselben Typus, wie das höher an der Achse hinauf über dem Polster gelegene. Augenscheinlich reichte bei einem Wechsel der Bedingungen, durch welchen der normale Verlauf der Lebensfunktionen des betreffenden Organismus gehemmt wurde, schon bei der Anlage des Blütenstandes das Material zum Aufbau eines besonderen Bewegungsorganes nicht mehr aus, welches im Falle seiner richtigen Differenzierung bei *Avena sativa* aus Zellen mit charakteristisch verdickten Membranen (Fig. 109, *B*) mit einer großen Menge von feinen, linsenförmigen Poren besteht. Diese Verdickungen und Poren sind sehr deutlich wahrnehmbar an den Längsschnitten der Achse (Fig. 109, *B*), während sie an den Querschnitten so gut wie gar nicht bemerkbar sind (Fig. 109, *C*).

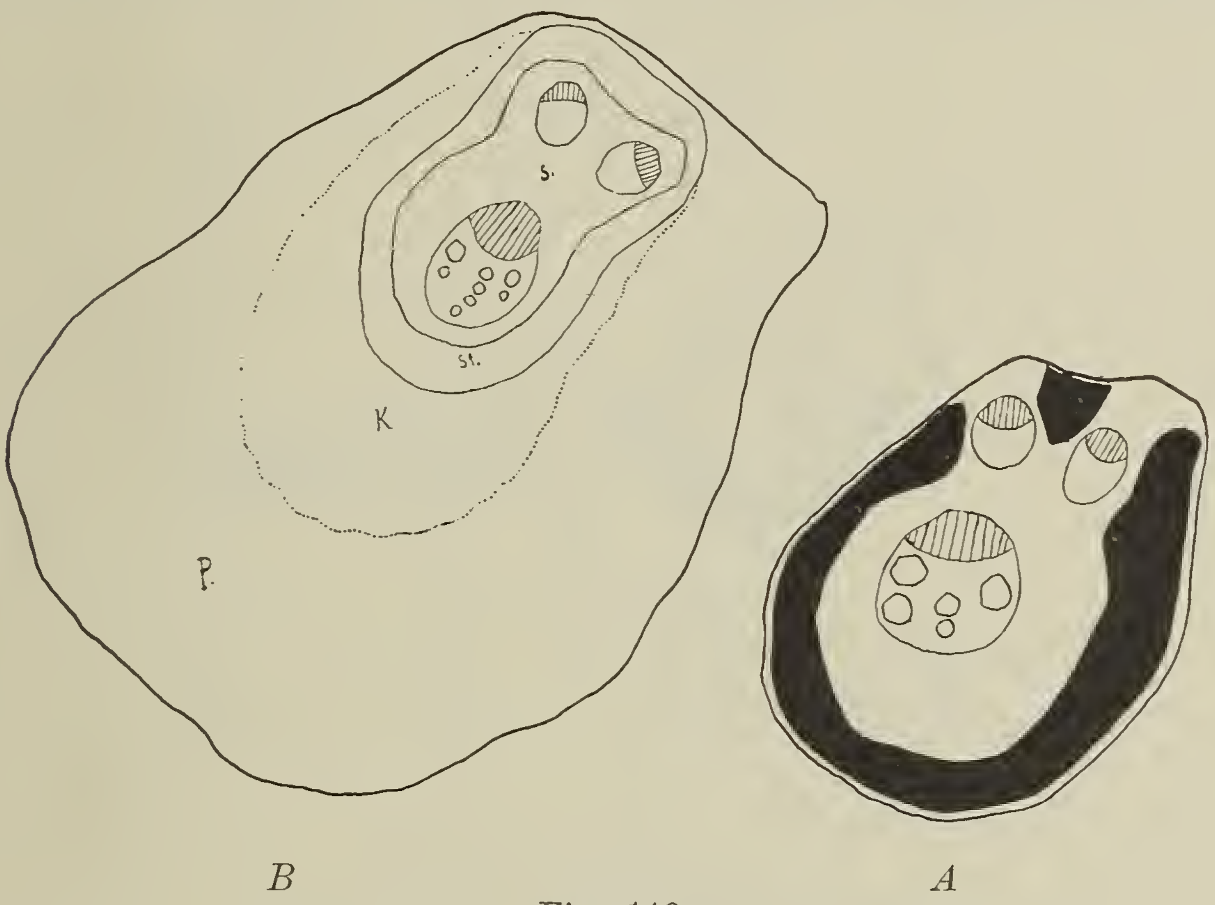


Fig. 110.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 und Ocul. No. 6.)

Der Inhalt der Zellen schließt in seinem Plasma eine große Menge von Chlorophyllkörnern ein; die Membrane der Energiden sind ihrer chemischen Zusammensetzung nach ziemlich eigenartig, denn sie färben sich in frischem Zustande entweder nur schwer oder überhaupt nicht durch Chlor-Zink-Jod; konzentrierte Schwefelsäure (H_2SO_4) löst sie jedoch sofort auf. Auf getrocknete Exemplare reagiert Chlor-Zink-Jod augenblicklich.

Unter dem Markteile des Polsters lagert ein dickwandiges Collenchym (Fig. 110, B^K), das von drei Seiten die sclerenchymatische Scheide der Gefäßbündel umfaßt, außerhalb welcher mehrere Schichten von Zellen mit verholzten Wandungen in eine stärkeführende Schicht differenziert worden sind (Fig. 110, B^{St}.) Die Epidermis des Polsters ist aus sehr verschiedenartigen Elementen zusammengesetzt. Die einen von ihnen sind groß an Umfang, andere sind flach, aber weder bei diesen noch bei jenen ist diejenige Regelmäßigkeit in Gestalt und Lagerung wahrzunehmen, welche im Internodium beobachtet wird, wo hohe und flache Elemente miteinander abwechseln. Zu erwähnen ist hierzu noch, daß die Epidermis hier und dort lange, einzellige Härchen hervorbringt.

Holcus lanatus L.

Hier lagern die Entfaltungspolster zu beiden Seiten des Spreizungswinkels. Das Gewebe derselben besteht aus außerordentlich regelmäßig gelagerten Zellen, was besonders leicht an jungen Blütenständen beobachtet werden kann. Die Reihen der Bewegungselemente gehen unmittelbar aus einer Achse in die andere über, indem sie sich an der Basis der Seitenäste in 8—10 Reihen lagern.

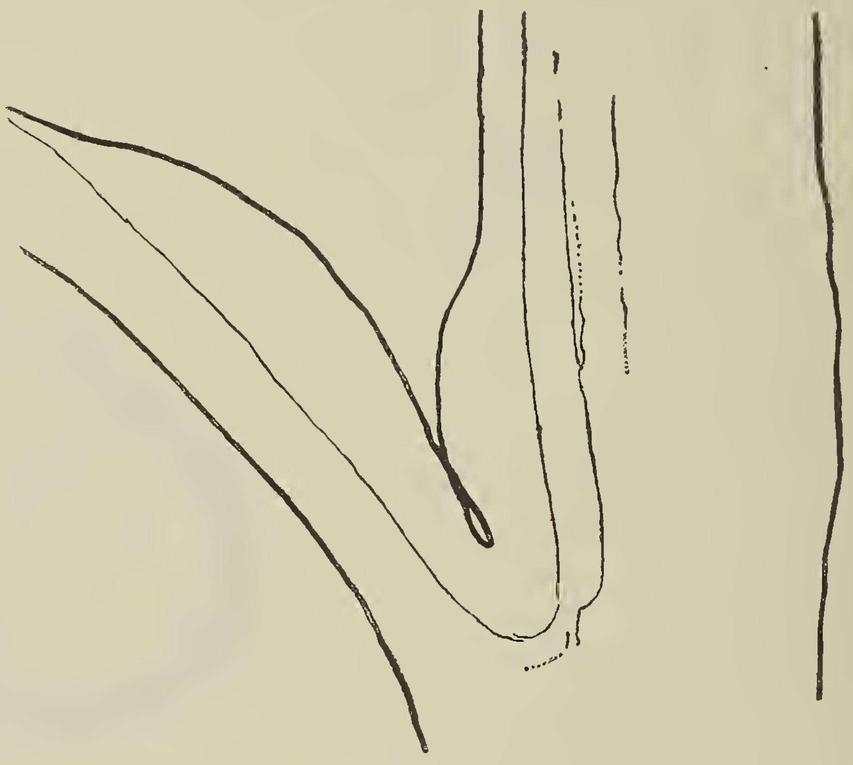


Fig. 111.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

In jungen Zellen, in welchen eine vierprozentige Salpeterlösung nach Verlauf von zwei Stunden eine deutliche Plasmolyse hervorruft, reagieren die Wände völlig präzis auf Cellulose; später, wenn erst eine siebenprozentige, oder eine sogar noch stärkere Konzentration von KNO_3 den Zellinhalt zwingt, von den Membranen zurückzutreten, wird die Reaktion bei frischem Materiale in einem hohen Grade abgeschwächt, wenn auch nicht in dem Maße, wie bei *Avena*.

Holcus mollis L.

Diese Spezies wird durch genau dieselbe Lagerung der Bewegungspolster charakterisiert wie *H. lanatus*. Bei diesen beiden genannten Gräsern gehören die die Spreizung der Blütenäste hervorrufenden Organe zu den am allerkräftigst entwickelten, welche ich zu beobachten Gelegenheit hatte. Daher ist es nicht erstaunlich, daß auch die Spreizung der Achsen in der Perpendikularebene bei *Holcus mollis* zum Beispiel 150° und sogar 160° erreicht, d. h. es ist dies mit einer der allergrößten Winkel, welchem ich bei den von mir beobachteten Gramineen begegnet bin (siehe Fig. 30)

Wie aus der beifolgenden Abbildung ersichtlich ist (Fig. 111), läuft ds Polster des Seitenastes hoch an diesem empor und besteht zu Beginn der Spreizung aus 11—13 Reihen von sowohl in der Quer- als auch in der Längsrichtung höchst regelmäßig gelagerten Zellen (Fig. 112, *I*).

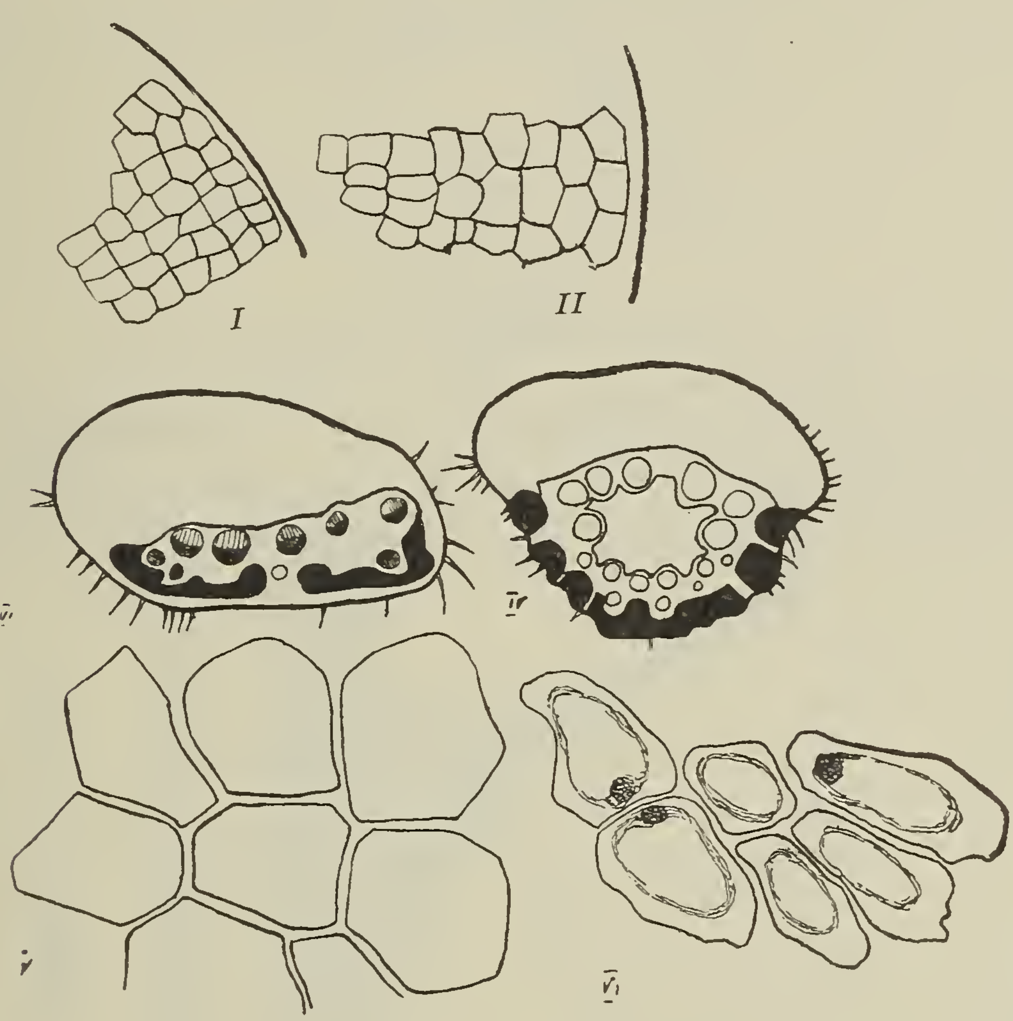


Fig. 112.

(Fig. *I* u. *II* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6; Fig. *III* u. *IV* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6; Fig. *V* u. *VI* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

An der Hauptachse sind etwas weniger solcher Zellreihen vorhanden, ungefähr 9—10 (Fig. 112, *II*). Die Regelmäßigkeit der Lagerung wird teilweise auch im Bewegungspolster ziemlich deutlich beibehalten (Fig. 112, *II*), und überhaupt muß man sagen, daß das Verhältnis der Zellen zueinander in den verschiedenen Entwicklungsmomenten des Entfaltungsorganes bei *Holcus mollis* ein viel weniger veränderliches ist, als es bei anderen Vertretern der Gramineen der Fall ist. Weder die Quer- noch die Längsschnitte geben uns irgend welche Hinweise auf das Vorhandensein von Interzellularräumen. Während der ganzen Existenzperiode des Polsters besteht dasselbe aus einem dichten Parenchymgewebe

(Fig. 112, *VI*), dessen Zellen mit dünnen Membranen umgeben und mit einem plasmatischen Primordialschlauch versehen sind, welch letzterer einen mäßig großen Zellkern und eine geringe Anzahl von Chlorophyllkörnern enthält. Das Millonsche Reaktiv läßt diese Zellteile sehr schnell und scharf hervortreten (Fig. 112, *VI*).

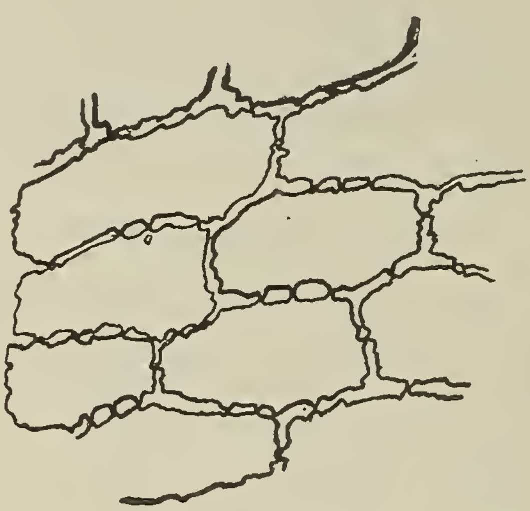


Fig. 113.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Das Polster ist mit einer auch hier spaltöffnungslosen und unbehaarten Epidermis umgeben, welche aus länglichen, flachen Zellen mit ziemlich dünnen, Wandungen besteht (Fig. 113).

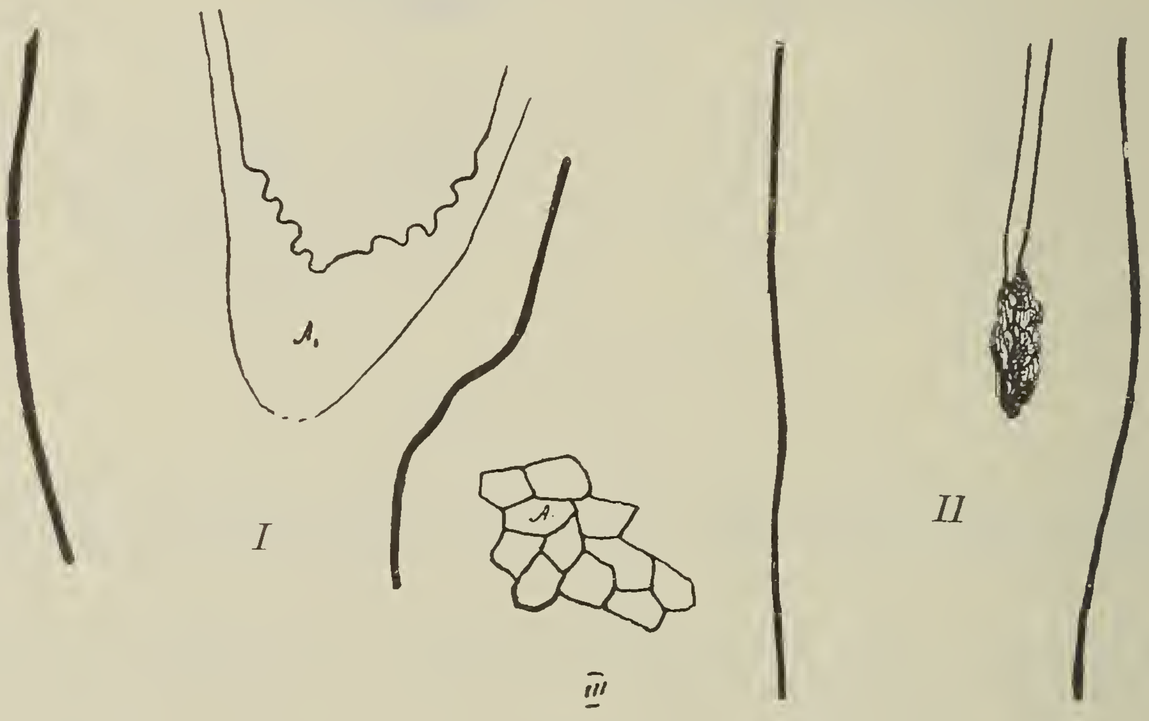


Fig. 114.
(Fig. *I* u. *II* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *III* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Das Bewegungsparenchym ist überall gleichartig und stützt sich auf eine Plaste von sclerenchymatischem Gewebe, das die Gefäßbündel einschließt, welche mit Ausnahme vielleicht nur der seitlichen, mit ihren Leptomteilen dem Polster zugekehrt sind.

Unter dem Sclerenchym lagert in zwei Reihen ein dickwandiges, chlorophyllführendes Parenchym (Fig. 112, *III*), welches von der Epidermis durch eine oder zwei Reihen verholzter Zellen getrennt wird. Sowie die Blütenperiode beendet ist, mitunter sogar noch während derselben, beginnen die Polster zusammenzufallen und die Achse bewegt sich zurück. Der Absterbeprozeß der Polstergewebe vollzieht sich jedoch nicht in der ganzen Ausdehnung derselben gleichmäßig, er beginnt am Rande des Organes, welches an diesen Stellen runzlig wird und sich in eine strukturlose, dichte Masse verwandelt. Weiter unten an der Basis der Gelenke bleibt ihr Gewebe noch lange lebendig (Fig. 114, *I*, *A* und *III*), und eben dieser Umstand gestattet nicht das völlige Zusammenschließen der Äste, welche erst nach dem definitiven Absterben auch dieses Inselchens sich wieder eng aneinander legen, wie es zu Anfang ihrer Entwicklung der Fall war (Fig. 114, *II*).

* * *

VIII. Gruppe: Maydeae.

Zea Mays L.

Nur in Gestalt dieses einen Vertreters wurde die Gruppe *Maydeae* in den Kreis meiner Betrachtungen mit aufgenommen, weil weder im Botanischen Garten, noch im Herbarium des Botanischen Kabinetts[1]) ein anderer Vertreter derselben vorhanden war.

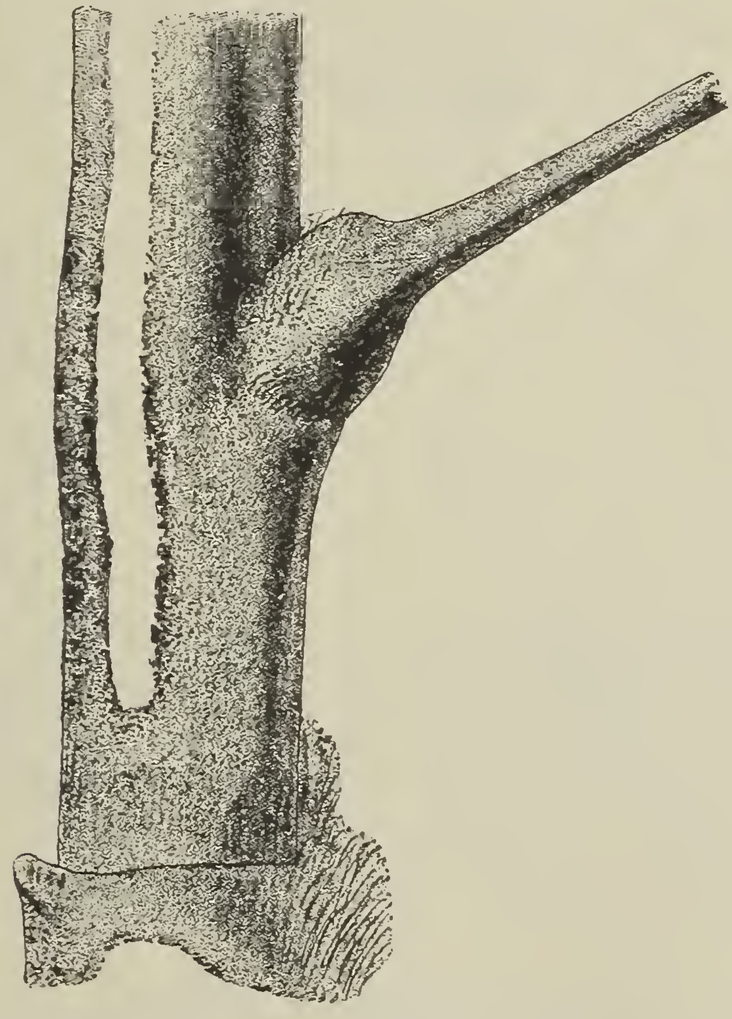


Fig. 115. Dreifache Naturgröße.

Die Basen der mächtigen Äste des männlichen Blütenstandes von *Zea Mays* sind mit äußerlich sehr schön hervortretenden Polstern ausgestattet (Fig. 115)[1]), die aus Geweben von collenchymatischem Charakter bestehen, deren Zellen eine ziemlich dicke, getüpfelte, celluloseartige Membran (Fig. 116, *A*; Längsschnitt) und

---

[1]) Der Warschauer Universität.

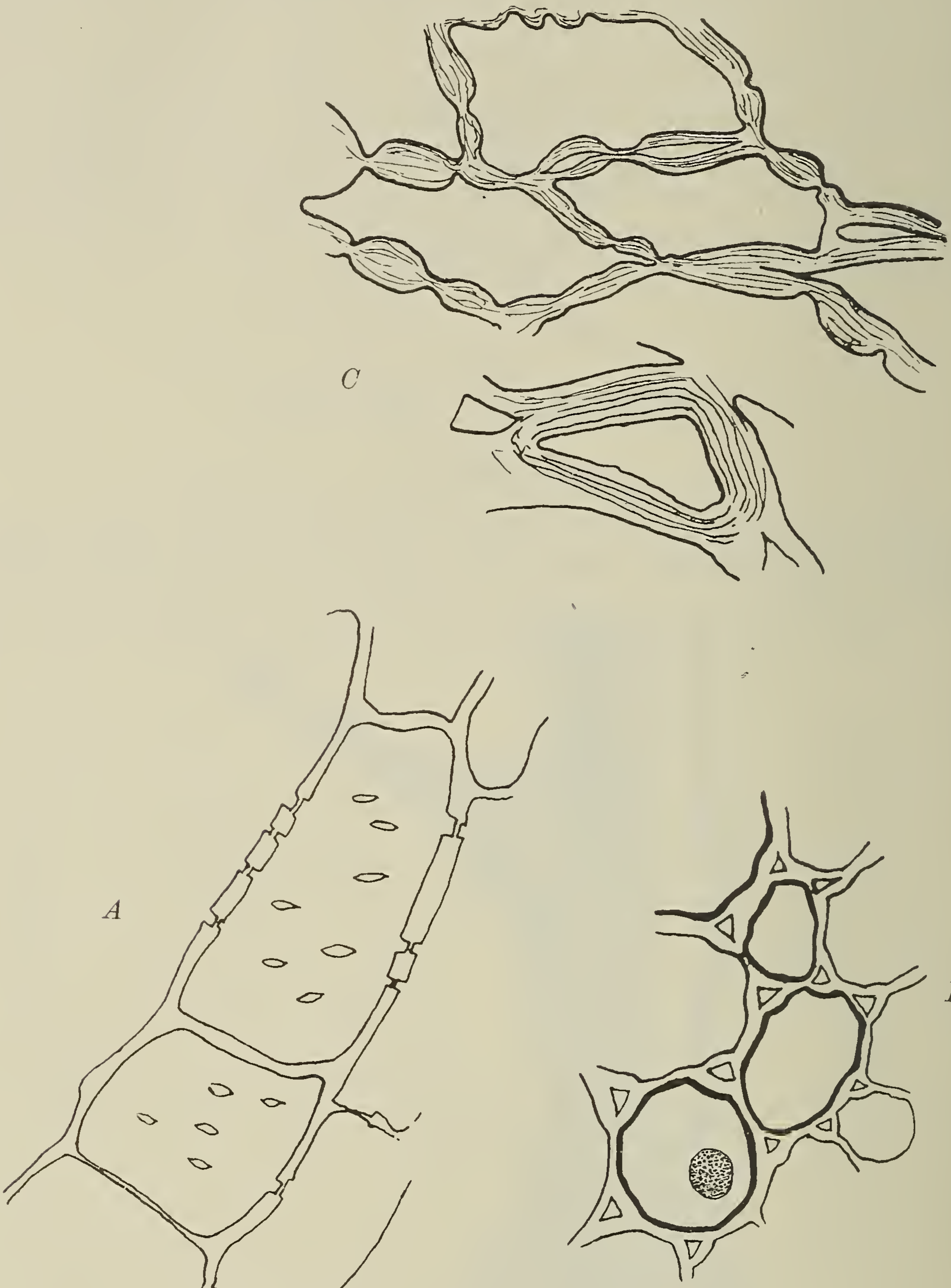


Fig. 116.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.)

eine große Anzahl feiner Interzellularräume in den Gelenkwinkeln (Fig. 116, *B*; Querschnitt) besitzen. Unter der Einwirkung von

---

[1]) Auch diese Abbildung verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Goebel.

Alkohol mit Salzsäure quellen diese Membrane stark auf, wobei sie eine ausgezeichnete Schichtung erkennen lassen; die Stelle aber, wo die Mittellamelle lag, klafft weit auseinander infolge der Auflösung derselben (Fig. 116, *C*).

Der Zellinhalt stellt ein durchsichtiges, hyalines, nur stellenweise körniges Plasma dar, mit großem, gewöhnlich in der Mitte der Zelle lagernden Zellkerne und einer geringen Menge von schwach gefärbten, um den Zellkern herum eingestreuten Chloroplasten.

Die Untersuchung des Charakters der Membrane ergab, daß sie gar keine Aufquellungsfähigkeit besitzen, denn in Alkohol fixierte und in Wasser überführte Zellen veränderten ihre Form und Größe nicht im geringsten.

Genau dasselbe Verhalten finden wir, wenn Längsschnitte der beiden Nachbarachsen in derselben Weise geprüft werden. Auch in diesem Falle blieben Umfang und Konturen der Polster dieselben. Daraus folgt, daß die Entfaltungsfähigkeit der Polster bildenden Gewebe auf der allmählichen Zunahme des Turgors[1]) beruht, welcher von Zellenwachstum begleitet wird, denn sogar eine zehnprozentige KNO_3-Lösung, welche eine starke Plasmolyse des Zellinhaltes hervorruft, ist nicht imstande, irgend eine Lageveränderung der Äste zu bewirken.

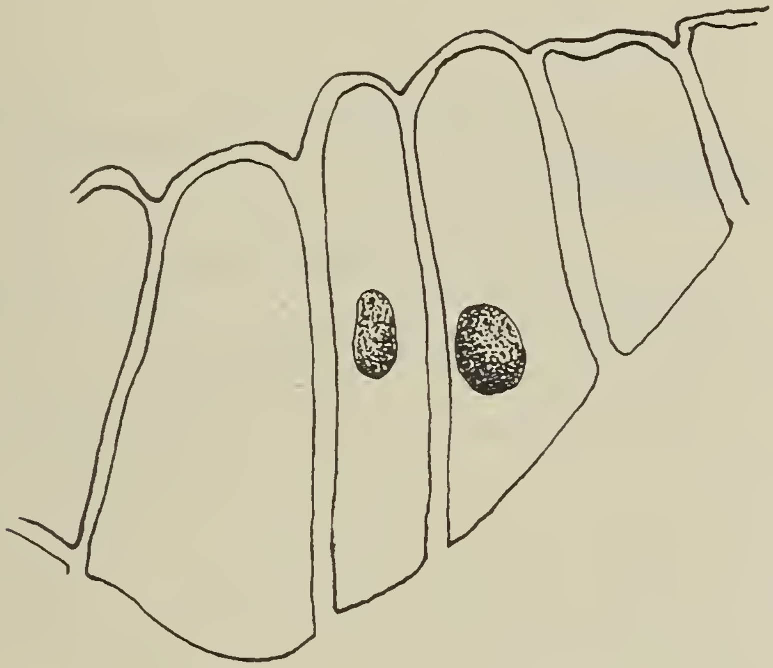


Fig. 117.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 8 u. Ocul. No. 3.

Die Entfaltungspolster befinden sich auch an den Seitenverzweigungen zweiter Ordnung, dagegen zeigen aber die folgenden Verästelungen, an denen die Ährchen sitzen, schon nichts derartiges mehr. An den Abzweigungspunkten der Ährchenstiele ist höchstens eine ungewöhnlich hoch entwickelte Epidermis wahrzunehmen, die hier und da mit Härchen besetzt ist (Fig. 117).

---

[1]) Reaktionen auf Nitrite und Nitrate, ebenso wie auf Zucker, ergaben jedoch bei *Zea* ein negatives Resultat.

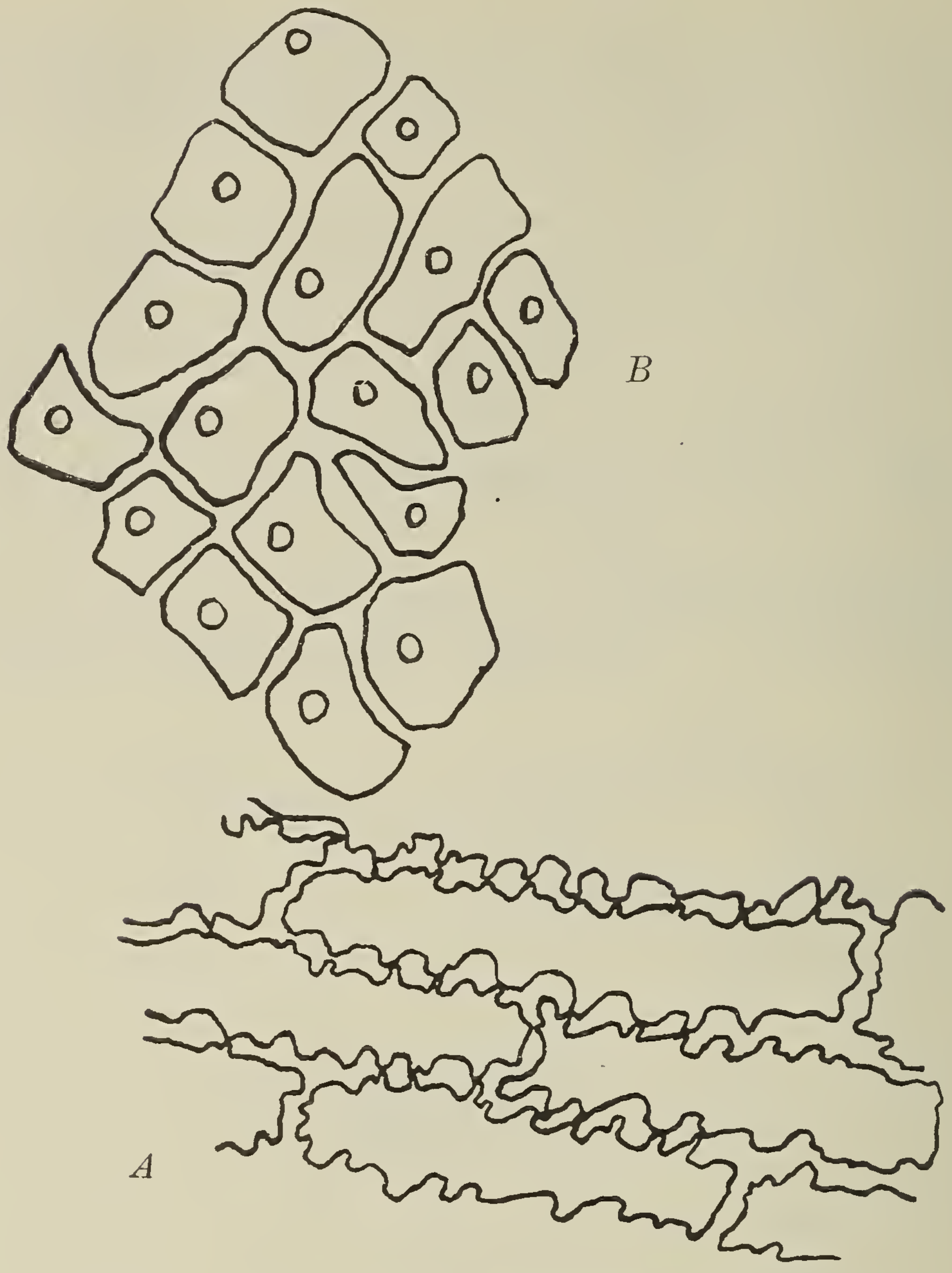


Fig. 118. (Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

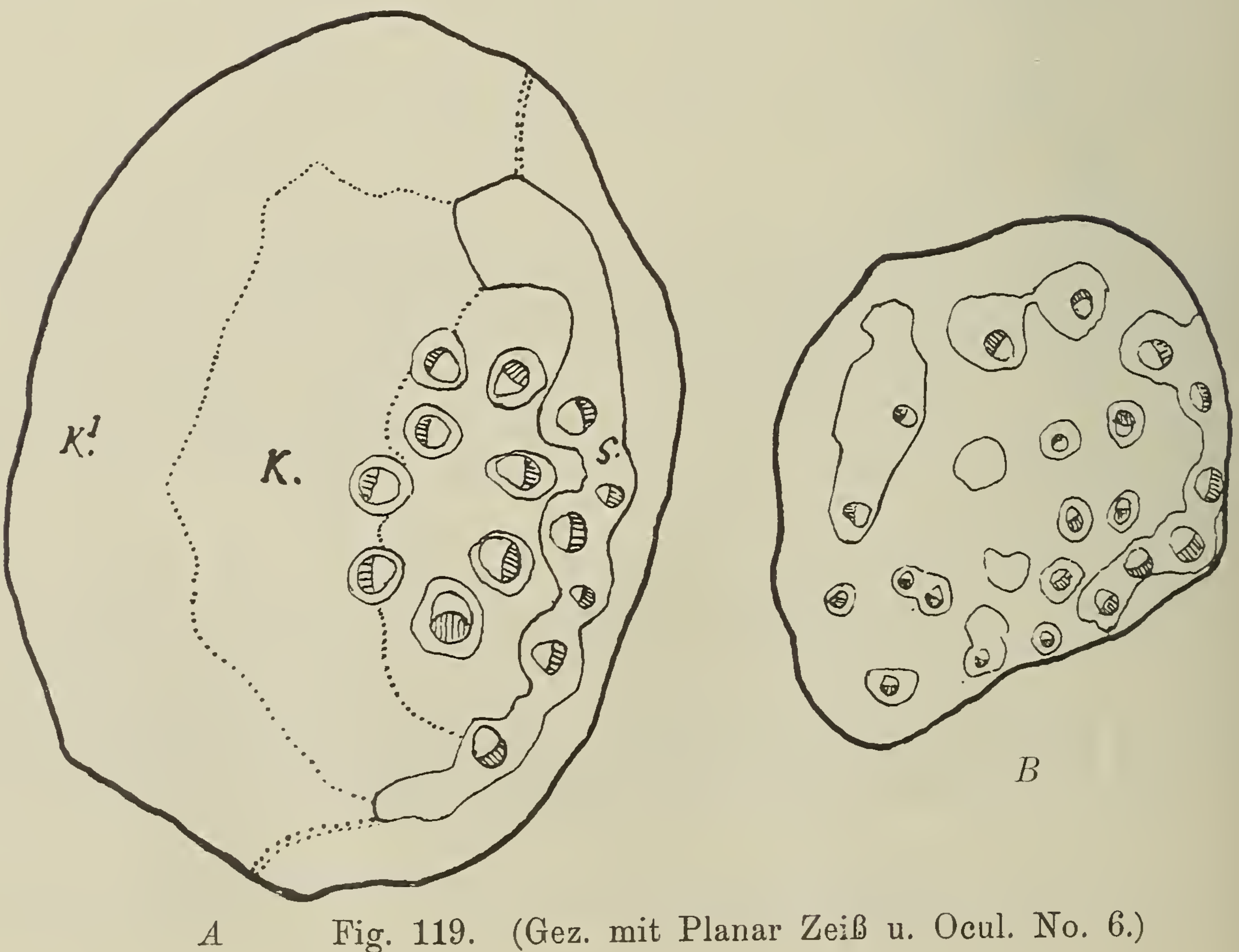


Fig. 119. (Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Die aus viel niedrigeren Zellen aufgebaute Epidermis des Polsters erinnert stark an diejenige von *Zizania aquatica* (Fig. 118, *B* zeigt den Charakter der Epidermis oberhalb des Polsters).

Das Collenchym, welches, wie gesagt, in den äußeren Schichten aus großen Zellen mit vielen Intercellularräumen besteht, verändert im Innern des Polsters seinen Charakter insofern, als die Elemente desselben bedeutend kleiner werden und die Interzellularräume gänzlich verschwinden.

Unter demselben sind im Marke des Stengels die Gefäßbündel mit ihren Scheiden fast kreisförmig eng gelagert (Fig. 119), darunter erstreckt sich das sclerenchymatische Band, welches eine äußere Reihe von Leitbündeln einschließt (Fig. 119).

Noch tiefer, zwischen der Epidermis und dem Sclerenchym, liegen in einer oder zwei Reihen die sclerotischen Zellen mit verholzten Membranen.

* * *

IX. Gruppe: Andropogoneae.

Eulalia japonica Trin.[1]

Dieses hochhalmige tropische und subtropische Gras, welches mit breiten dekorativen quergestreiften Blättern geschmückt ist, besitzt ausgebreitete, rispenförmige Blütenstände.

An den Basen der Seitenachsen treten rötliche Polsterchen hervor, deren Umfang im Vergleich zur Länge der Achse, welche sie zu spreizen haben, in keinem proportionalen Verhältnisse steht. Diese Polster sind so empfindlich, daß die in einer ziemlich großen Entfernung vom Blütenstande abgeschnittenen und unter eine Glasglocke bei Zimmertemperatur ins Wasser gestellten Stiele schon am Abend desselben Tages ihre Äste zusammenschlossen.

Wie Figur 120, *I* zeigt, ist der Umriß des Polsters zu dieser Zeit im Längsschnitte unregelmäßig gewellt; die Zellen der äußeren und inneren Schichten seines Gewebes sind so eng aneinandergelagert, daß deren Konturen unter dem Mikroskope gar nicht unterschieden werden können. Nur in den zentralen Teilen des Organes behielten seine Elemente ihre Gestalt mehr oder weniger soweit bei, daß man über Lagerung und Charakter derselben urteilen konnte. An diesen Stellen sind sie in beinahe regelmäßigen Längsreihen gelagert (Fig. 120, *II*). Ihre Wände sind dünn und celluloseartig, wovon die ungewöhnlich rapide Färbung derselben durch ChlZnJ zeugt, welche besonders energisch an denjenigen Stellen auftritt, wo die eng aneinander gehäuften Zellen eine konturlose kompakte Masse bilden.

Im Querschnitte solcher runzeliger Polster (Fig. 121, *I*) bemerkt man zu beiden Seiten derselben große Höhlungen, die durch Zerreißen der Bewegungsgewebe entstanden sind. Auf diese Weise bildet sich durch Kontraktion gewisser Partien derselben einerseits eine strukturlose kompakte Masse in der Nähe des Sclerenchyms,

---

[1] Lebendes Material verdanke ich dem Warschauer Botanischen Garten.

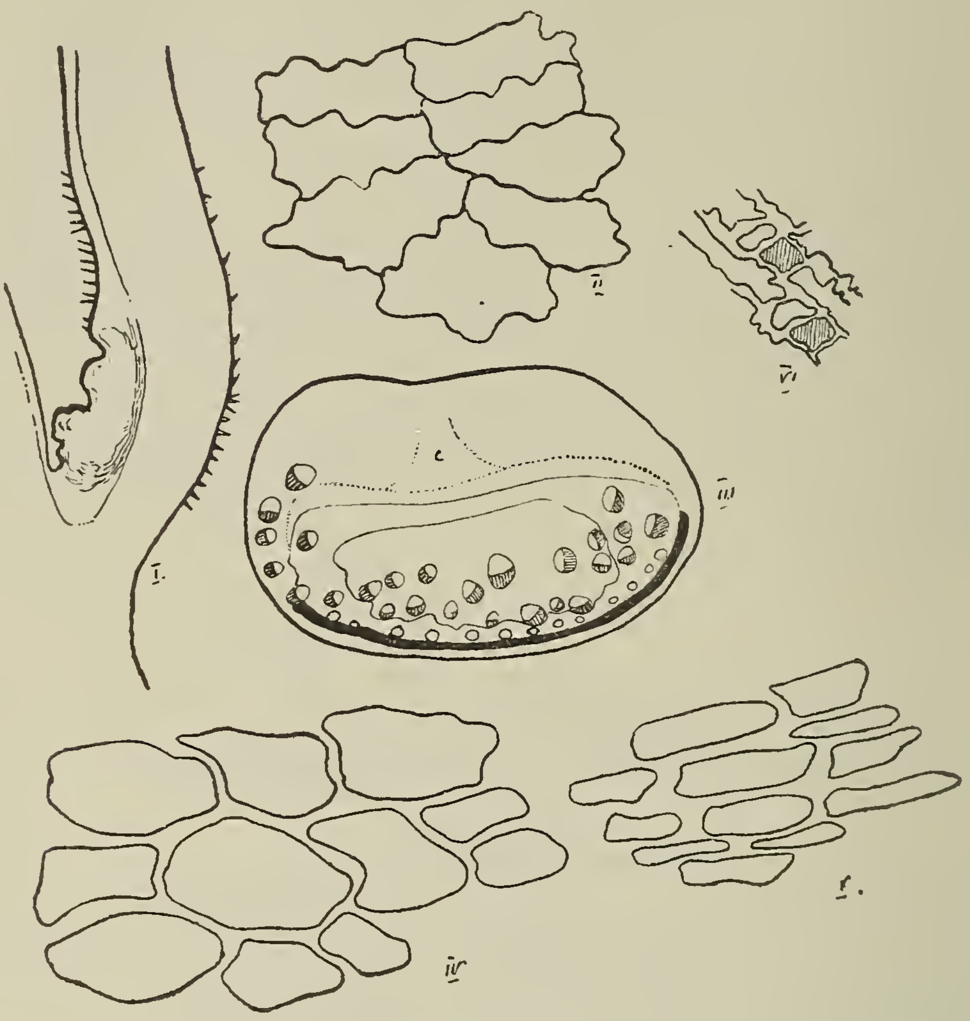


Fig. 120.
(Fig. *I* u. *III* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *II, IV, V* u. *VI* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

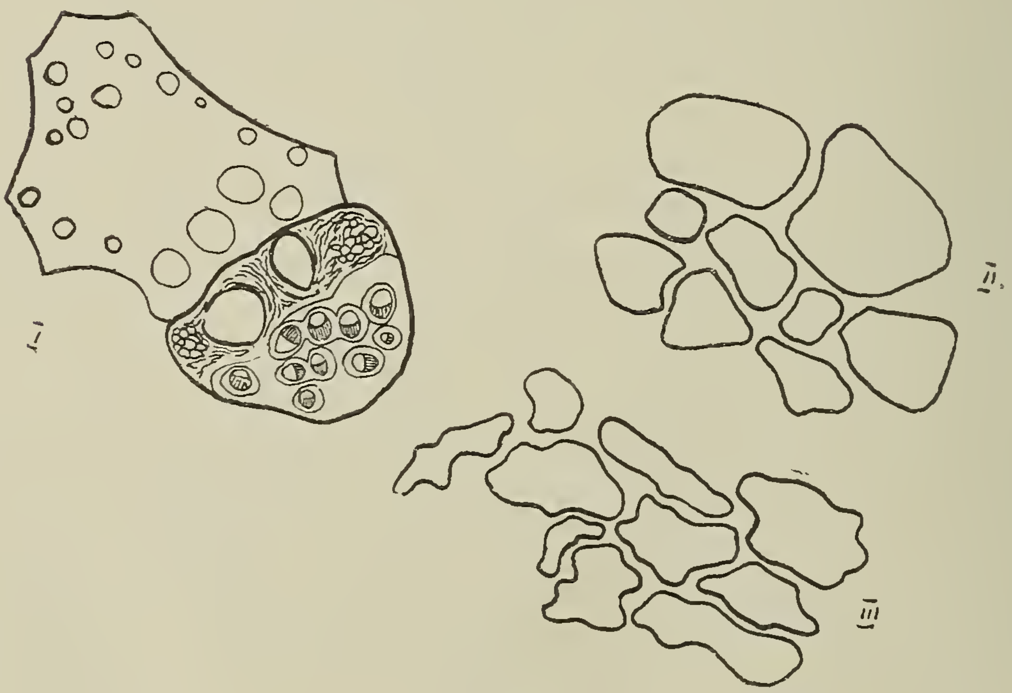


Fig. 121.
(Fig. *I* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *II* u. *III* mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

andererseits an der Oberfläche des Polsters. Außerdem erhält man zwischen beiden Höhlungen einen Strang von genau demselben

Charakter, wie die oben erwähnten Massen. An den weniger kompakten Stellen beobachtet man bei starker mikroskopischer Vergrößerung (Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6) stark gewellte, ziemlich dickwandige Zellmembranen (Fig. 121, *III*). In den nach außen hervortretenden, d. i. in den seitlichen Teilen des Polsters, behalten die Zellen regelmäßigere Umrisse bei (Fig. 121, *I* u. *II*).

Es versteht sich von selbst, daß es in anbetracht des eben gesagten von großem Interesse war, den Unterschied kennen zu lernen im Bau der so leicht zerreißbaren Teile und denjenigen, welche infolge ihrer Kontraktion dadurch dichte Stränge oder Plasten bilden. An den Querschnitten des lebenden, noch — wenn auch nicht in dem Maße, wie in der freien Natur — turgeszierenden Polsters (Fig. 120, *III*) sind die Zellen der Seitenpartien von großem Umfange (Fig. 120, *IV*) und erstrecken sich in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen, sowohl in tangentialer, wie auch in radialer Richtung. Die Basis des Polsters wird von viel kleineren Elementen eingenommen, die von dicken, wie oben gesagt ist, zelluloseartigen Membranen umgeben sind. Sie erstrecken sich alle in der Radialrichtung der Achse (Fig. 120, *V*) und zeigen Anzeichen ihres collenchymatischen Charakters. Chlor-Zink-Jod, ebenso wie auch Floroglucin ruft in ihnen sofortige Kontraktion hervor, wodurch das Aussehen der ganzen Partie völlig verändert wird, indem sie dadurch den Charakter einer sozusagen kompakten Plaste annehmen, was in den freien äußeren Teilen des Polsters, wo augenscheinlich das Wachstum die Gestalt der Zellen festigt, nicht beobachtet wird. Auf diese Weise weist uns die Vernichtung des Turgors durch Tötung des Zellinhaltes auf diejenigen Kräfte hin, welche den collenchymatischen Elementen das Aussehen verleihen, das sie im Leben besitzen. Das Polster des Schwellgewebes stützt sich auf den Sclerenchymring, welcher das zentrale Parenchym umgibt (Fig. 120, *III*). Dieser Ring verschmälert sich unter der Collenchymplatte bis auf das Minimum, so daß er z. B. unter dem Strange *C* auf zwei oder sogar auch auf nur eine einzige Zellreihe beschränkt ist. Der untere Teil des Ringes ist charakteristisch durch die symmetrisch gelagerte Reihe reiner Leptombündel, seine breiten Seiten aber werden durch große lepto-hadromische Bündel eingenommen, welche hauptsächlich sich in den unteren Teilen des Markes konzentrieren (Fig. 120, *III*).

Unterhalb des Sclerenchyms erstreckt sich eine zarte, chlorophyllführende kleine Schicht, in einer oder zwei Zellreihen, welche sich wiederum auf Sclerenchym stützt, das seinerseits unmittelbar an die spaltöffnungslose Epidermis angrenzt. Diese letztere ist bei *Eulalia japonica* oberhalb und unterhalb am Stengel mit ungewöhnlich langen, sich seidenartig anfühlenden einzelligen Härchen bedeckt, die auch auf dem Polster vorhanden sind, jedoch in verkleinerten Maßen. An der Hauptachse des Blütenstandes, welcher mit furchenähnlichen Rinnen versehen ist, die den ganz jungen oder schon ganz verblühten Achsen als Lager dienen, verändert sich der Charakter der Epidermis insofern, als die Vorsprünge mit einer mit Spaltöffnungen versehenen Oberhaut bedeckt sind, welche mit einer Menge von feinen, dickwandigen Härchen besetzt ist, während die vertieften Rinnen weder Spaltöffnungen, noch Haare zeigen. Während normalerweise am Hauptstengel lange und kurze Elemente der Epidermis miteinander abwechseln, lagert hier, in den Rinnen, neben jeder kurzen Zelle ein kleines Zellchen mit hellem Inhalte, das mit dünnwandigen Membranen umgeben ist (Fig. 120, *VI*; schraffierter Teil).

* * *

X. Gruppe: Bambuseae.

Aus dieser Gruppe stand mir Gewächshausmaterial zur Verfügung, nämlich *Bambusa Simoni* Carr. und *B. agrestis* Hort. Aber weder bei diesem noch bei jenem Vertreter dieser Gruppe konnte ich spezielle Organe, oder auch nur Schwellgewebe, konstatieren.

Vollständig ununtersucht blieben also, wie aus vorstehender Skizze ersichtlich ist, nur die Gruppen *Zoysieae* und *Tristegineae*, von denen ich aber keine Vertreter weder in den mir zur Verfügung stehenden Herbarien in Warschau, noch in den lebenden Sammlungen der Münchener und Warschauer Botanischen Gärten vorfinden konnte.

III. Abteilung.

Die Abhängigkeit des Baues der Gelenkteile der Seitenäste des Blütenstandes der Gräser von der Spreizungsfähigkeit.

Durch die Arbeiten Schwendeners, seiner Nachfolger und Schüler sind schon längst diejenigen mechanischen Bauprinzipien genau festgestellt worden, welche maßgebend sind für die Lagerung der Stereoelemente innerhalb der verschiedenen Organe der Pflanzen.¹)

Es ist eine bekannte Tatsache, daß z. B. zur Erreichung der sogenannten Biegungsfestigkeit irgend eines cylindrischen Organes unter gleichzeitiger möglichst großer Ersparnis von Baumaterial mehrere Kombinationen existieren, die zuerst von Schwendener mit besonderer Ausführlichkeit in seiner ausgezeichneten Abhandlung „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen"²) behandelt wurde. Diese biegungsfeste Konstruktion äußert sich im allgemeinen, nach den bisherigen Ergebnissen, in der peripherischen

---

¹) Ich halte es für überflüssig, Literatur-Angaben zu zitieren, in anbetracht der ausführlichen Behandlung des Gegenstandes in dem Dr. G. Haberlandtschen, Prof. Schwendener gewidmeten Werke: „Physiologische Pflanzenanatomie".

²) Leipzig 1874.

Lagerung einerseits der Gefäßbündel mit ihren Scheiden, andererseits der speziellen Unterstützungsringe des mechanischen Gewebes.

Dieses Prinzip pflegt jedoch in denjenigen Fällen, in welchen es sich um Gelenke handelt, in welchen nach den Worten von Moebius[1]) „nachträgliche Ausdehnungen und Krümmungen stattfinden sollen“, bei Seite geworfen zu werden und muß den Forderungen der Biegungsfähigkeit Platz machen.

Eben deshalb beobachtet man in den Bewegungsgelenken eine Verringerung der mechanischen Elemente und speziell der sogenannten Bastfasern, und an deren Stelle eine außergewöhnlich starke Entwicklung der Grundelemente in der Form der Rinde, denn gerade diese ist der Bildner der Polster oder Gelenke.

Außerdem tritt, den Bemerkungen von Moebius folgend, das in denselben vorhandene mechanische Gewebe nicht in Gestalt von Bastfasern auf, sondern in Form von Collenchym, und die Gefäßbündel gruppieren sich derartig, daß sie der Biegungsfähigkeit des Organes möglichst wenig hinderlich sind.

Von den genannten Prinzipien ausgehend, stellte Moebius auf Grund seiner eigenen Beobachtungen und der Arbeit von Paul Preuß[2]), die ich leider nicht zur Hand bekommen konnte, für die Dikotyledonen mehrere Kategorien von Gelenken auf.

So unterscheidet er: Gelenkpolster mit zentraler Lagerung der Gefäßbündel, wie wir sie z. B. bei *Robinia Pseud-Acacia* L., *Robinia viscosa* Vent., *Amicia Zygomeris* DC., ferner bei der so detailliert untersuchten *Mimosa pudica* L. und bei *Phaseolus* vorfinden.[3])

In allen von Moebius untersuchten Fällen dieses Typus ist der Biegungsfähigkeit im Verein mit der Zugfestigkeit auf die zentrale Lagerung und eine Ersetzung des Sclerenchyms durch Collenchym begründet.[4]) Das die Bündel umgebende Grundgewebe jedoch (d. h. das Mark, die Markstrahlen und die innere Rinde) besteht aus dickwandigen, stark getüpfelten Elementen.

Zu der zweiten Gruppe gehören diejenigen Vertreter mit Gelenkpolstern mit vielen peripherisch gelagerten einzelnen Gefäßbündeln. Hierher gehören folgende vom Autor untersuchte Arten: *Koelreuteria paniculata* Lam., *Clerodendron Bungei* Steud., *Juglans nigra* L. und andere, mit weniger deutlichen Polstern an den Gliedern.

In die dritte Kategorie schließlich stellt Moebius diejenigen Pflanzen, bei welchen die Gelenkpolster mit peripherisch und zentral gelagerten Gefäßbündeln versehen sind. Hierzu gehört z. B. *Ailanthus glandulosa* Desf.

---

[1]) Moebius, M., Über Bewegungsorgane an Blattstielen. (Botan. Untersuchungen. Berlin 1899.)

[2]) Preuß, Paul, Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Inaugural-Dissertation. Berlin 1885.

[3]) Schwendener, S., Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. (Sitzber. d. K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. 1897.) — Derselbe, Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. (Ebenda. 1898.)

[4]) l. c. p. 48.

Zu der zweiten der erwähnten Gruppen müssen auch, nach den Beobachtungen von Preuß und Moebius, die Polster der *Marattiaceae* (Filices) gerechnet werden, bei welchen „im Blattstiel die Gefäßbündel mehr in der Peripherie, im Gelenkpolster mehr im inneren Teile verlaufen".[1])

Was die Monocotyledonen anbetrifft, so haben bei ihnen genauere Untersuchungen[2]) ergeben, daß in allen bekannten Fällen die anatomischen Beziehungen völlig den verschiedenen mechanischen Anforderungen des Blattstieles und des Gelenkes entsprechen.

Im einfachsten Falle, bei *Lapageria rosea* R. und Pav., sind die eingestreuten Gefäßbündel im Innern des über dem Knoten liegenden Blattstielteiles in Form einer flachen Platte gelagert, welche an der Seite der Phloëmpartien von schwach sclerenchymatisch verdickten Faserzellen umgeben ist. Das Grundgewebe besteht gänzlich aus außergewöhnlich biegungsfähigem Collenchym, mit hier und da darin verstreuten sclerenchymatischen Elementen, welchen Moebius eine sehr wesentliche Bedeutung zuschreibt, indem er sagt, daß infolge der netzförmigen Lagerung derselben das Gewebe an sogenannter „Tragfähigkeit" gewinnt.[3])

Bei den Aroideen, so z. B. bei *Anthurium bellum* Schott., ist im Gelenkpolster überhaupt kein sclerenchymatischer Ring vorhanden, der im Blattstiel beobachtet wird, die Gefäßbündel aber sind ebenso wie in diesem letzteren, außerhalb des Organes gelagert; im oberen Gelenke sind die Gefäßbündel anstatt mit Sclerenchymscheiden mit „schwachen Collenchymbelegen" versehen. Im unteren bleiben an ihrer Stelle schwache Bastfaserbelege zurück.

Bei den von Dembski[4]) vorzüglich gut untersuchten und später nochmals durch Moebius nachgeprüften *Marantaceae* sind die Polster biegungsfähig konstruiert, der Blattstiel aber biegungsfest. Die Prinzipien, die für die Lagerung der Gewebe im ersteren Falle maßgebend sind, äußern sich darin, daß die Mitte der Achse von einem schwammigen Parenchym eingenommen wird, um welches herum in einem engen Kreise die Gefäßbündel gelagert sind, die nach außen nicht durch einen, dem Blattstiele eigentümlichen Sclerenchymring geschützt sind. Außerdem beobachtet man, daß die Scheiden der Gefäßbündel, mit wenigen Ausnahmen,[5]) nicht verholzen; daß nicht weit von der Epidermis eine besondere Art von langen prosenchymatischen Elementen, welche, wie Dembski nachgewiesen hat, eine höchst wichtige Rolle im Mechanismus der Spreizung spielen, und daß endlich die Zellen der eine große Menge von Spaltöffnungen besitzenden Epidermis ein ganz eigenartiges Aussehen und Lagerung annehmen.

Indem er den Bau der Blattgelenke der *Marantaceae* mit dem Bau desselben Organes bei andern Familien vergleicht, gelangt

---

[1]) Moebius, l. c. p. 53.

[2]) Cf. die Arbeit von Preuß; ebenso Dalitsch, Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. (Bot. Centrlbl. 1886.)

[3]) Cf. Moebius, p. 55.

[4]) Dembski, B., O budowie i mechanizmie ruchow lisci u Marantowatych.

[5]) *Calathea polytricha* u. *Sanderiana*.

Dembski zu dem Schlusse, daß die ganze Ähnlichkeit der Monokotyledonen mit den *Marantaceae* nur auf der Nichtverholzung der mechanischen Elemente[1]) bei den letzteren beruht, denn bei den Aroideen zum Beispiel bleiben die Gefäßbündel auf derselben Stelle, auf welcher sie sich im Blattstiel befanden, der Sclerenchymring verschwindet nicht und wird sogar nicht unterbrochen, sondern tritt nur seinen Platz dem Collenchym ab, welches auch die Scheiden der Lepto-Hadromwege darstellt.

Was die Dikotyledonen anbetrifft, so ergibt sich nach den Worten Dembskis, dem aber nur die Untersuchungen Healds[2]) bekannt waren, daß die beträchtlichere Höhe der Epidermiszellen, die stärkere Behaarung der Polster, das gänzliche Fehlen von Intercellularräumen im Parenchym, welche die Gefäßbündel von der Epidermis trennen, die Verringerung des Umfanges dieses Parenchyms an der oberen im Vergleiche zur unteren Seite des Gelenkes, und endlich die im Innern des Organes stattfindende Annäherung (oder sogar direkte Verschmelzung) der Gefäßbündel, deren Scheiden nicht verholzen, daß alles dies allgemeine Charakterzüge sowohl der *Marantaceae*, als auch der von Heald untersuchten Familien[3]) darstellt.

Das bedeutet aber nicht, daß zwischen diesen Pflanzen keinerlei Unterschiede vorhanden wären. So haben zum Beispiel die Healdschen Untersuchungen gezeigt, daß bei den *Papilionaceae, Oxalidaceae* und *Malvaceae* keine verlängerten Parenchymzellen vorhanden sind, wie sie so charakteristisch sind für die *Marantaceae*; die Epidermis der Vertreter der genannten Familien besitzt gar keine Spaltöffnungen, der Bastteil der Gefäßbündel ist im höchsten Grade reduziert (was bei den *Marantaceae* nicht der Fall ist), und das schwammige Parenchym im Zentrum des Organes fehlt gänzlich.

Ausgehend von diesen von den zitierten Forschern festgestellten Beobachtungsergebnissen über die Gelenke der Blattstiele, war es von besonderem Interesse zu erfahren, bis zu welchem Grade sie auf eine so eigenartige Pflanzengruppe anzupassen sind, wie die *Gramineae*, welche, wie wir bereits wissen, über Bewegungspolster an der Basis der Blütenäste verfügen.

Wenn wir uns die Vertreter der Gruppe der *Festucaceae* näher betrachten, so finden wir, daß bei einigen *(Festuca, Bromus arvensis, Graphephorum)* die mechanischen verholzten Elemente keilförmig in das Bewegungsparenchym hineintreten; bei anderen *(Bromus secalinus, Poa, Briza)* lagern sie in Gestalt einer Platte, auf welche sich das letztere mittelbar oder unmittelbar stützt; es kommen aber auch solche vor, bei welchen das sclerenchymatische und das Leitgewebe einen Ring bilden *(Dactylis)*, und schließlich auch noch solche, bei denen die mechanischen Elemente zusammen mit den darin eingeschlossenen Gefäßbündeln vorgewölbt sind *(Phragmites)*, indem sie sich auf die mächtige Collenchymschicht stützen, welche an der dem Polster gegenüberliegenden Seite gelagert ist *(Phragmites)*.

---

[1]) Dembski, l. c. p. 160.

[2]) Heald, Contributions to the comparation histol. of pulvini (nach dem Zitat von Dembski).

[3]) *Papilionaceae, Geraniaceae, Oxalidaceae* und *Malvaceae*. (Dembski, p. 160.)

Wenn die Blütenstiele der genannten Gräser im allgemeinen in größerem oder geringerem Grade den Anforderungen an biegungsfeste Organe entsprechen, so verlieren die mit Entfaltungspolstern versehenen Stellen infolge von Umgruppierungen der Gewebe, ihre höher an der Achse hinauf deutlich ausgedrückte radiale Struktur *(Festuca, Bromus, Briza, Graphephorum, Dactylis* etc.)

Am schwächsten ist diese Umgruppierung bei *Dactylis* (Fig. 122), weil sie im gegebenen Falle nur in einer Verschiebung der zweiten Serie der Gefäßbündel aus dem Sclerenchym[1]) (Fig. 122, *B*; Internodialschnitt) in die Rinde (Fig. 122, *A*; Schnitt durch das Gelenkpolster) besteht. Im Internodium (Fig. 122, *B*) ist das zentrale Mark von einem intakten Ringe der Gefäßbündel umlagert, von welch letzteren die allergrößten dem Innern des Blütenstandes zu gekehrt sind. Die Lagerung dieses Ringes ist eine solche, daß die Hadromteile der Bündel mit ihren mechanischen Scheiden sich in das Mark einkeilen, während die Leptomteile schon gänzlich in dem vollen, mächtigen, außerhalb derselben liegenden Sclerenchymringe (Fig. 122, *B*, ^{Sc}) eingebettet sind. An der Außenseite ist dieser Ring von einem dünnen Bande von chlorophyllführendem Parenchym umgeben (Fig. 122, *B*, ^{ChlP}), welches entweder unmittelbar an die Epidermis anstößt, oder aber von derselben durch

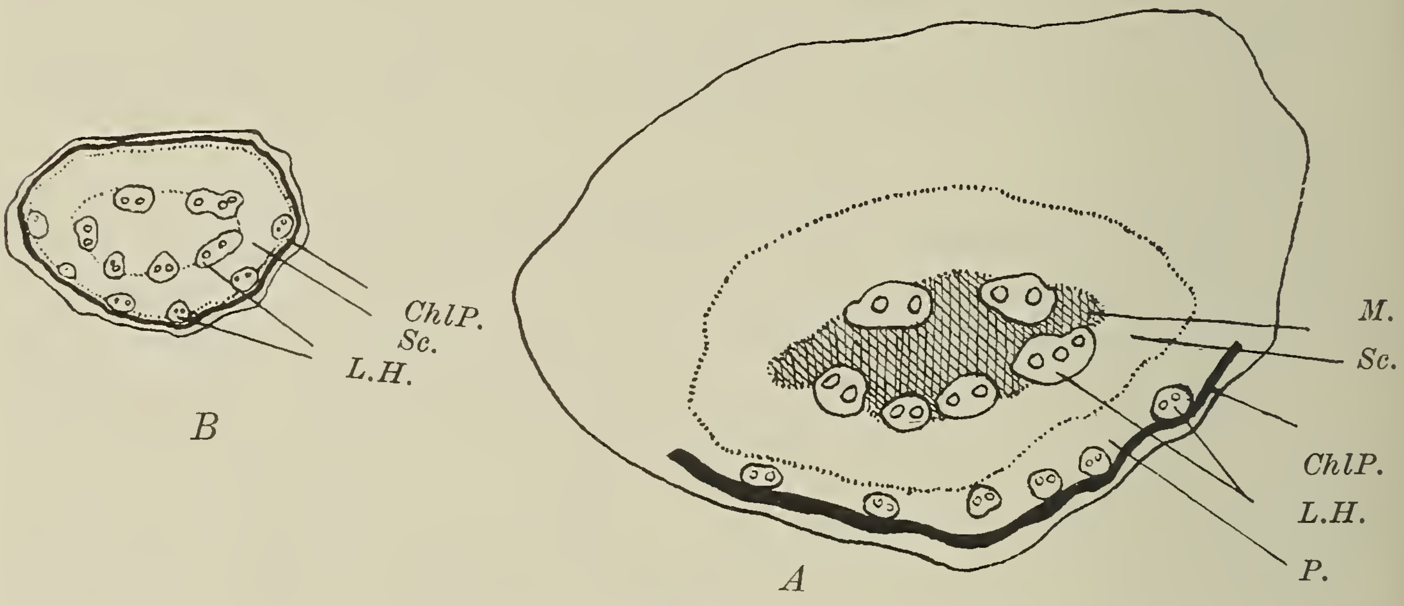


Fig. 122.
(Gez. mit Planar. Zeiß u. Obj. No. 6.)

---

[1]) Unter Sclerenchym verstehe ich im gegebenen Falle Gewebe, welches aus Zellen besteht mit sehr dicken, schwach verholzten Membranen, die einen protoplasmatischen Inhalt einschließen, d. h. ein solches Gewebe, welches nach De Bary als „sclerotisches“ bestimmt werden müßte. Vergl.: Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane von De Bary, p. 127. Zur Zeit der Samenreife verholzen die Membrane definitiv, und der Zellinhalt verschwindet. Das Gewebe nimmt also den Charakter echten Sclerenchyms an.

eine, meistens aber zwei, fast chlorophyllfreie Reihen von Parenchymzellen abgegrenzt wird.

Im Gelenke (Fig. 122, *A*) steigen die äußeren Gefäßbündel, wie gesagt, tiefer herunter (Fig. 122, *A*) auf den ventralen Teil des Astes, der intakte Ring von chlorophyllführenden Parenchyms aber wird unterbrochen (Fig. 122, *B* ^{ChlP}), denn der obere Teil desselben bildet sich zu Bewegungsgewebe um.

Eine ähnliche Lagerung der Gefäßbündelelemente wird auch bei *Glyceria aquatica* Sm. beobachtet, welche massenweise unsere stehenden Gewässer bewohnt. Die ausgebreitete Rispe[1]) dieses Grases besitzt Polster, welche aus großen, dickwandigen Zellen aufgebaut sind (Fig. 123, *I*), unter denen in den zentralen Teilen des Organes eine dicke Schicht von feinzelligem, dickwandigem Collenchym lagert (Fig. 123, *III*), das allmählich an den Seiten des Gelenkes in typisches Sclerenchym übergeht (Fig. 123, *I, s*). Dasselbe grenzt in Form eines cannellierten Halbringes an die

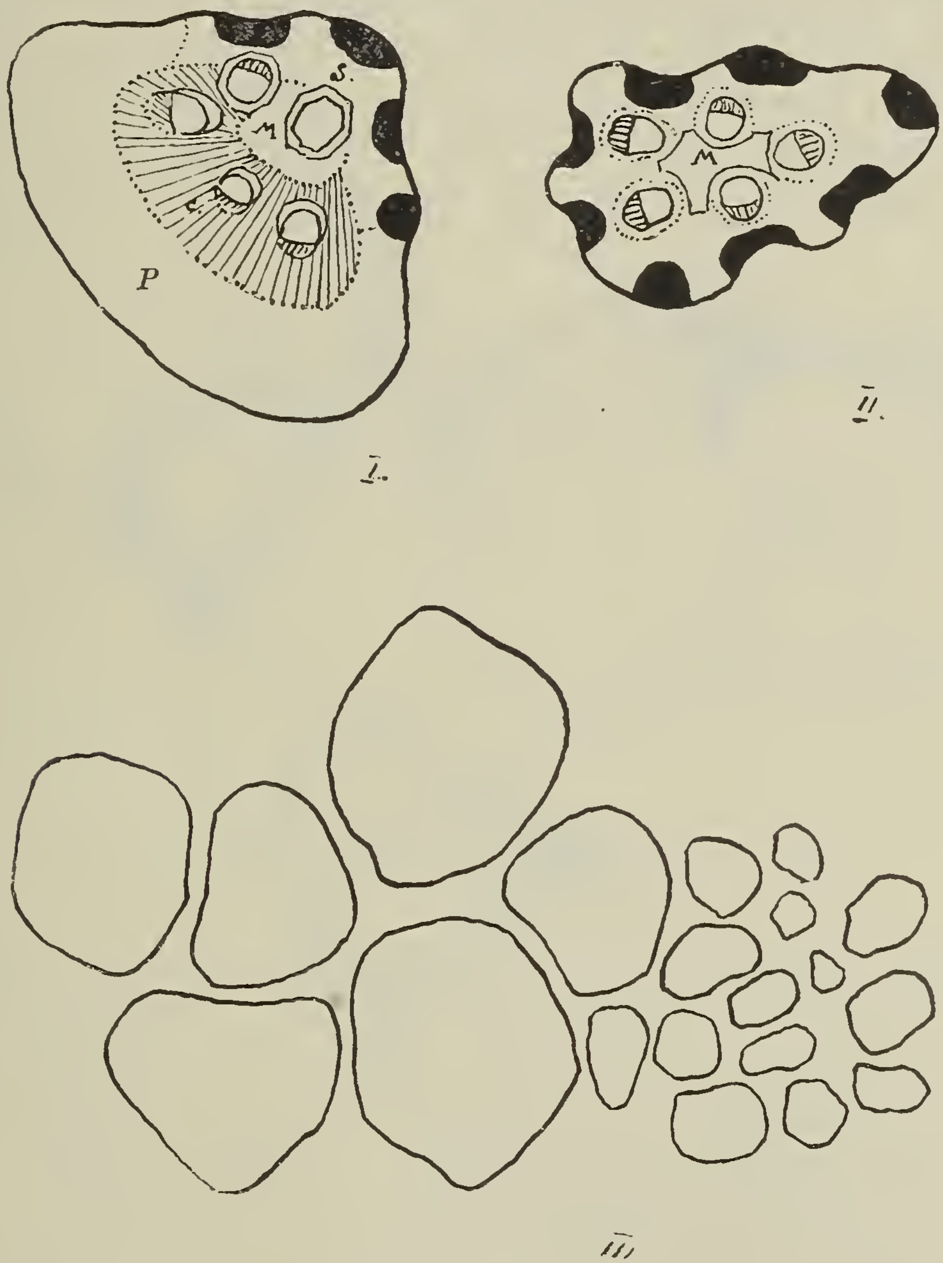


Fig. 123.
(Fig. *I* u. *II* gez. m. Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.
Fig. *III* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

---

[1]) Hackel, *Gramineae.* l. c. p. 74.

Epidermis oder an die chlorophyllführenden Partien des schwammigen Parenchyms (Fig. 123, *I*). Das Zentrum nimmt ein kaum merkbar, und auch dann nur stellenweise, verholztes Mark ein (Fig. 123, *I* ^{M}). Im Internodium ist die Sache einfacher. Das Zentrum desselben ist mit verholztem, getüpfeltem Parenchym angefüllt, um das sich das Sclerenchym ringförmig erstreckt. In dieses letztere sind auch die Gefäßbündel eingebettet, außerhalb welcher chlorophyllführende, an die Epidermis anstoßende Inseln lagern.

Bei *Festuca rubra* (Fig. 124) unterscheidet sich der Gelenkteil der Achse (Fig. 124, *I*) von den höher liegenden Partien (Fig. 124, *II*) nur durch das Auftreten im Innern des geschlossenen Sclerenchym-Ringes — oder besser gesagt Sclerenchymprismas — von Elementen derselben Kategorie (Fig. 124, *I* ^{S}), die aber an Umfang bedeutend größer und nicht so dickwandig sind.

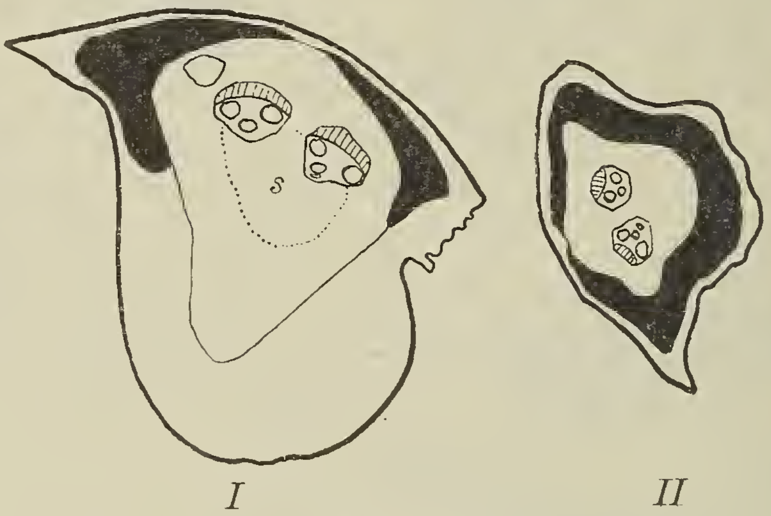


Fig. 124.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Dagegen ist bei *Festuca glauca* der Charakter des Baues eben dieser Teile bereits ein ganz anderer. Die Achse ist im Internodium fast radial konstruiert (Fig. 125, *I*); unter der Epidermis erstreckt sich eine chlorophyllführende Schicht, darunter lagert feinzelliges und sehr dickwandiges Sclerenchym, in dessen Mitte und in den Winkeln desselben die Gefäßbündel verteilt sind (Fig. 125, *I*).

Im Gelenkteile des Astes, d. h. an der Basis desselben, geht die chorophyllführende Partie der Rinde in ein mächtiges, collenchymatisches Bewegungsparenchym über. (Fig. 125, *II*; die Abbildung stellt den Querschnitt zweier nebeneinander liegender Achsen dar.)

Das Sclerenchym bildet, wie vorher, einen geschlossenen Ring um das große, zentrale Gefäßbündel herum; die äußeren Bündel dislozieren sich von hier nach rückwärts. Dasjenige, welches unter dem Polster hätte verlaufen sollen, verschwindet aus dem Gesichtsfelde (Fig. 125, *II*; rechte oder linke Abbildung), während sich die beiden andern vereinigen (Fig. 125, *II*) und sich über der Platte des chlorophyllführenden Parenchyms lagern, welches in Form eines Bandes an der dem Gelenke gegenüberliegenden Seite erhalten blieb (Fig. 125, *II*). Ein ebensolches Verschwinden und

Zurücktreten der Leitungsbahnen tritt auch bei *Bromus arvensis* auf. (Fig. 126, *A* u. *B*).

Hier wird die Mitte des Stengels über dem Polster von dem fast zentralen, großen Gefäßbündel eingenommen, um welches herum ein kleinzelliges Sclerenchym gelagert ist (Fig. 126, *B* ^{s}). Die chlorophyllführende Rinde bildet eine Art Hufeisen, das uns deutlich zeigt, daß sie tatsächlich weiter unten zur Bildung des Entfaltungspolsters verwendet wird (Fig. 126, *A* u. *B*). Die typischen Parenchymelemente dieses letzteren stützen sich nicht, wie dies bisher der Fall war, unmittelbar auf das dickwandige, feinzellige Sclerenchym, sondern umfassen das Polster durch ein eigentümliches

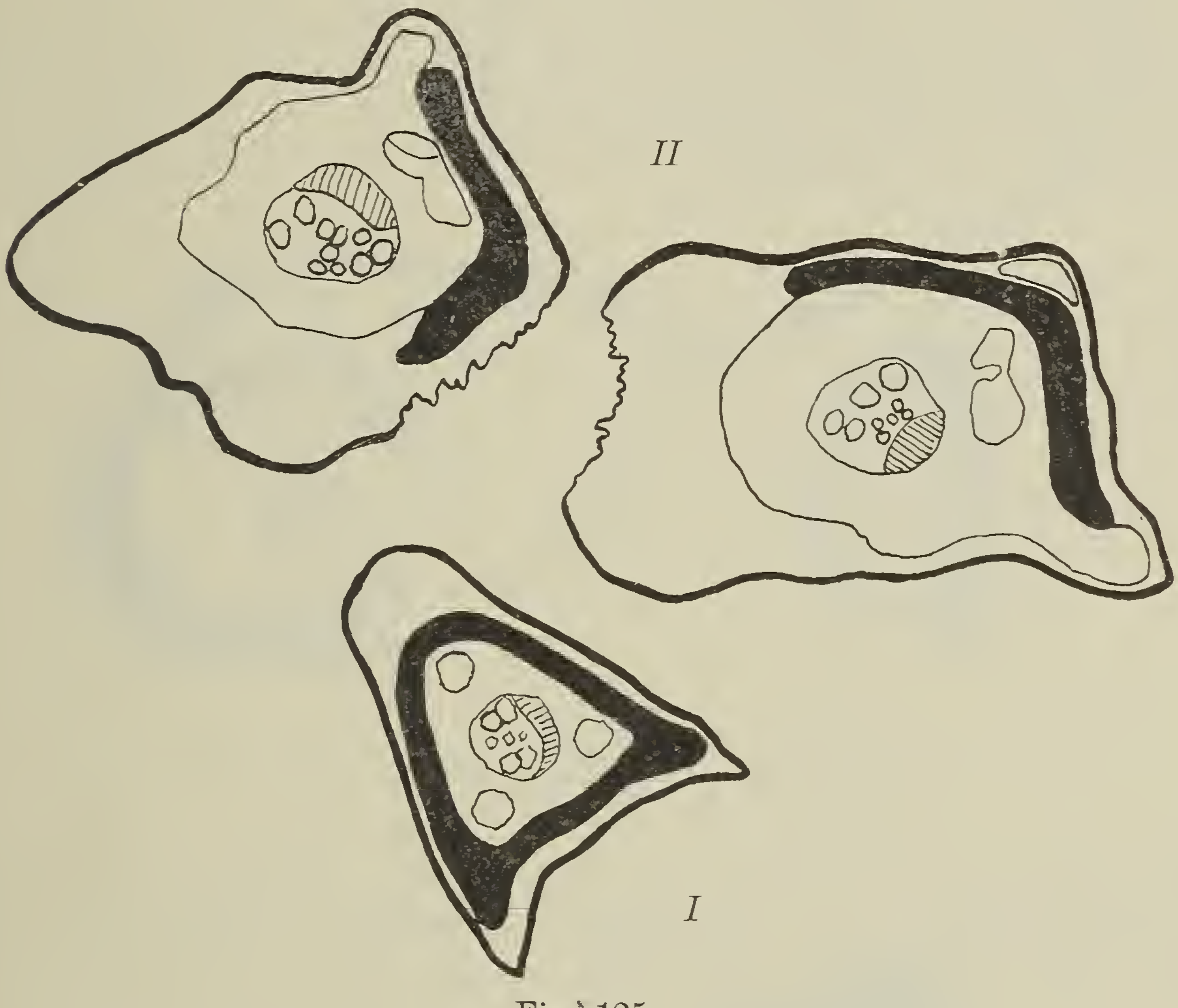


Fig. 125.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Sclerenchym (Fig. 126, *S I*), dessen Zellen bedeutend größer, als die tiefer liegenden und mit viel dünneren Membranen versehen sind.

Daß dieses Gewebe seiner Entstehung nach als eine Modifikation des Markparenchyms betrachtet werden muß, geht deutlich aus einer vergleichenden Zusammenstellung der Figuren 126, 127 und 36 hervor, von denen die letztere uns einen Begriff gibt von den Verhältnissen wie sie bei *Bromus secalinus* vorkommen.

Hier wird im Internodium das Zentrum des Organes von einem dickwandigen, von Intercellularräumen durchschnittenen Parenchym eingenommen (Fig. 127, *A*), in welches von der ventralen Seite her zwei große Gefäßbündel tief eindringen. Um den Zentralteil herum erstreckt sich der Sclerenchymring, welcher an den Seiten des Querschnittes unmittelbar an die Epidermis anstößt.

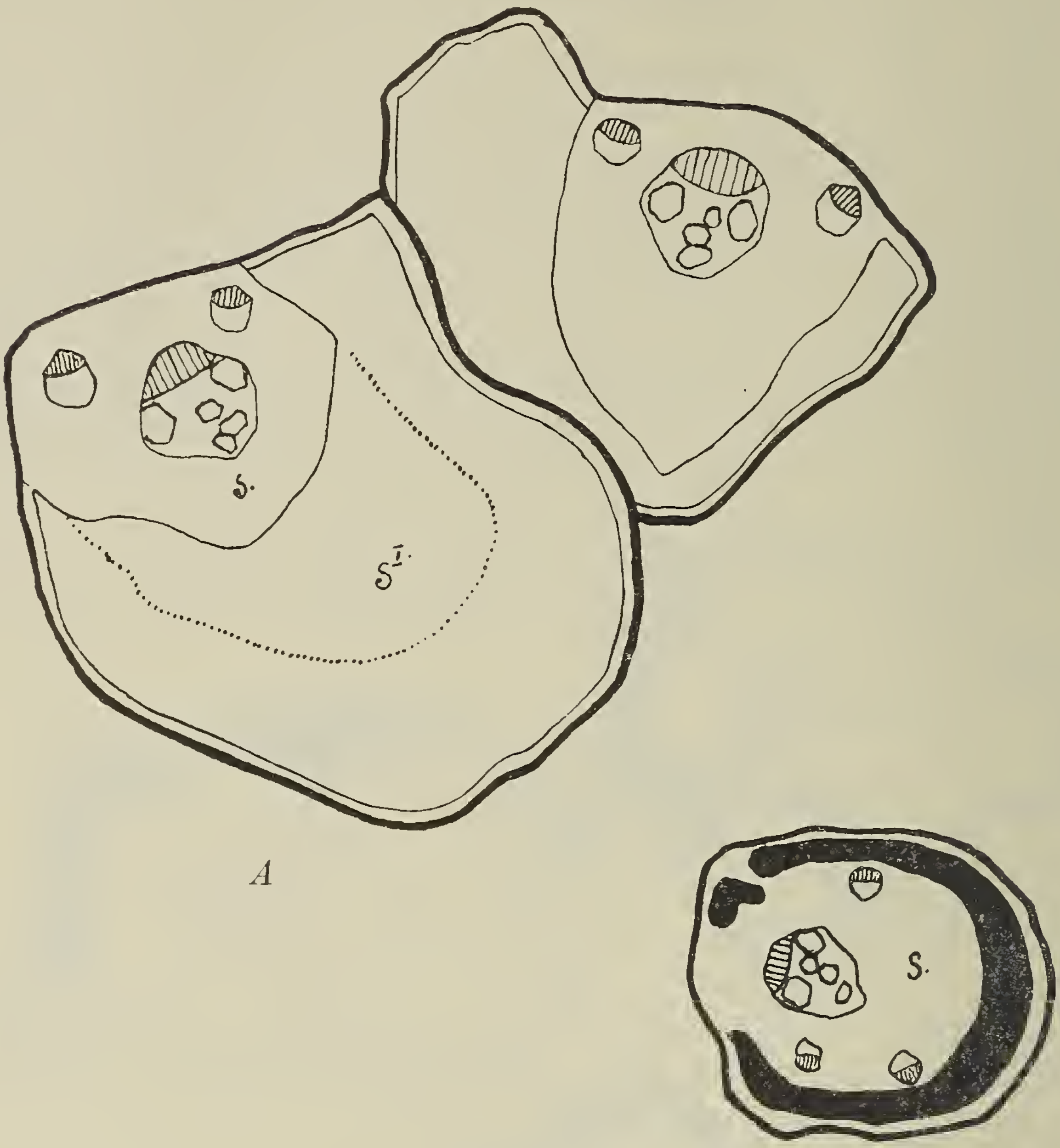


Fig. 126.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

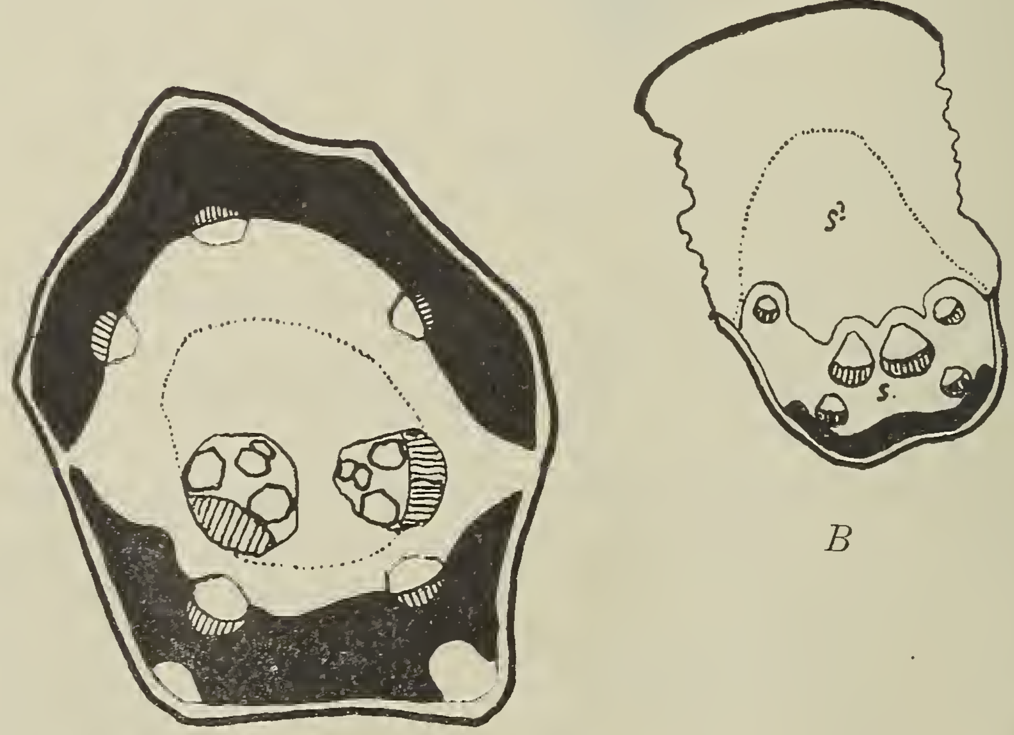
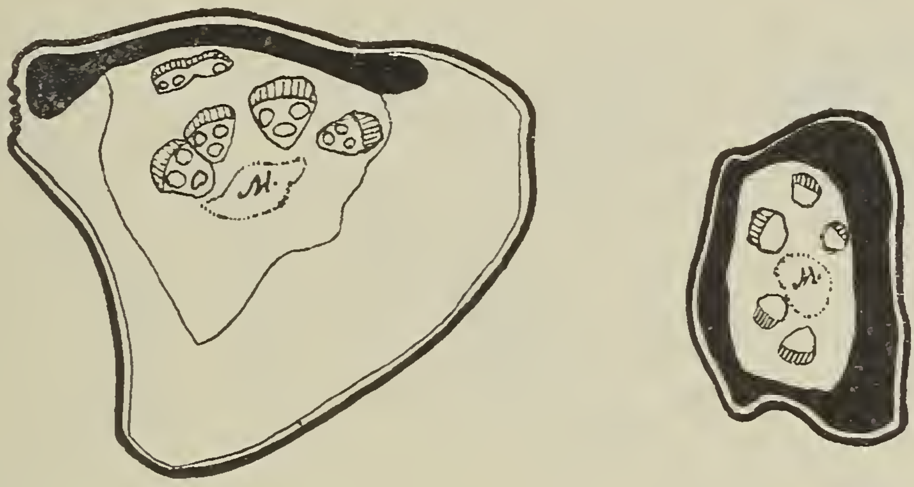


Fig. 127.
(Fig. *A* gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.
Fig. *B* gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

An der Grenze des Sclerenchyms und des chlorophyllführenden außerordentlich kräftig entwickelten Parenchyms erstrecken sich wiederum die Gefäßbündel, die aber viel kleiner als die zentralen Bündel sind (Fig. 127, *A*). Deren Hadromteile sind in das Sclerenchym eingebettet, während die mit mäßig großen Scheiden von mechanischem Gewebe (auf der Abbildung nicht bezeichnet) versehenen Leptomteile in die Tiefe der Assimilationsplasten eindringen. Die äußeren ventralen Winkel des Astes werden wiederum durch Sclerenchyminseln verstärkt, die unmittelbar der Epidermis anlagern.

Im Gelenkpolster ändert sich das Bild hauptsächlich im dorsalen Teile desselben. An der Stelle des chlorophyllführenden Parenchyms befindet sich das Bewegungsgewebe; die Sclerenchympartie ist verkürzt und nur die untere Hälfte derselben ist geblieben; das Zentralgewebe hat sich entwickelt und verholzt (Fig. 127, *B*, s^{I}). Die großen Gefäßbündel haben sich tiefer nach unten gesenkt und sind gänzlich in das hufeisenförmige mechanische Gewebe eingebettet, welches sich auf Kosten der ventralen Plaste des Assimilationsparenchyms vergrößert. Die Sclerenchyminseln in den Winkeln des Gelenkes sind überhaupt nicht mehr wahrnehmbar (Fig. 127, *B*).



A *B*

Fig. 128.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Bei *Graphephorum* treten die Gefäßbündel nicht nur zurück, sondern sie nähern sich auch einander, indem sie sich dicht nebeneinander lagern (Fig. 128, *A*) und sogar paarweise miteinander verschmelzen; die im Internodium den Stengel umgebende chlorophyllführende Rinde aber (Fig. 128, *B*) bleibt in dem Gelenke in Form eines Bandes, auf welchem das Sclerenchymprisma ruht (Fig. 128, *A*), das von dem typischen Parenchym des Bewegungsgewebes umfaßt wird. Den zentralen Teil des Astes nimmt sowohl im Gelenke, ebenso wie auch im Internodium, das zentrale Parenchym ein. Fälle, in denen das Sclerenchym in den Gelenken keinen geschlossenen Ring oder Prismen (von verschiedener Zusammensetzung) bildet, sondern daß es sich flach an der Basis der aktiven Elemente anlagert, wie dies z. B. bei *Bromus secalinus* der Fall ist, kommen bei den *Festucaeae* öfter vor, denn genau so verhält sich die Sache z. B. bei *Poa* oder *Briza*.

Bei dieser letztgenannten Art ist im Internodium um das Mark herum ein breiter geschlossener Ring von sclerenchymatischen, großen Elementen vorhanden (Fig. 129, *A*, ^{sI}), welche einen augenscheinlichen Übergang zu dem typischen feinzelligen Sclerenchym darstellen, das sie von außen umgibt. An der Grenze dieser beiden Ringe lagern die großen Gefäßbündel (Fig. 129, *A*), während an der Außenseite derselben, in dem feinzelligen Scle-

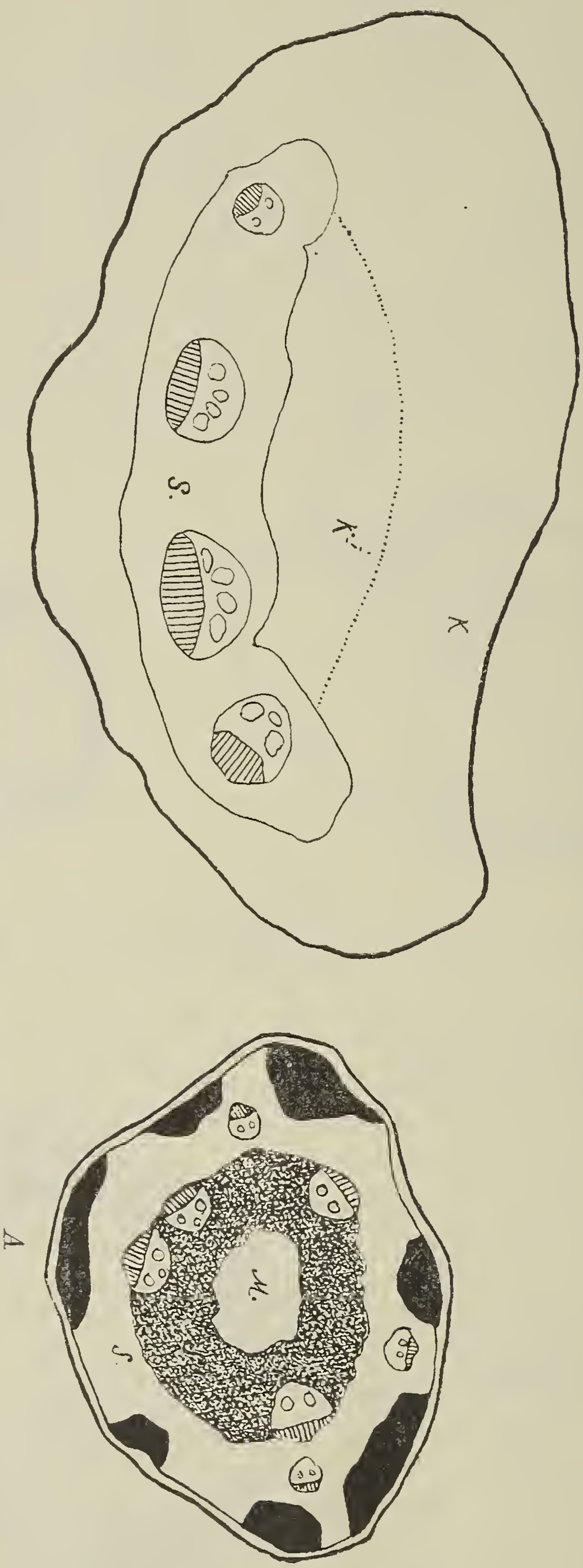


Fig. 129. (Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

renchyme, ein zweiter Kreis von an Umfang aber viel kleineren Leitbündeln sichtbar ist (Fig. 129, *A*).

In den Winkeln des runzeligen Halmes erstrecken sich am Internodium entlang Partien von chlorophyllführendem Gewebe, das sich unmittelbar an die Epidermis anlehnt (Fig. 129, *A*). Das Bild des Querschnittes des Gelenkes unterscheidet sich von dem eben beschriebenen zunächst dadurch, daß der Ring des inneren Sclerenchyms zugleich mit dem deutlich im Internodium ausgedrückten Zentralparenchym völlig verschwindet (Fig. 129, *B*), sowie ferner dadurch, daß der äußere geschlossene Kreis von feinzelligem, dickwandigem Sclerenchym um die Hälfte verkürzt ist. Es bleibt nur der ventrale Teil desselben übrig, der sich auf einige der Epidermis anlagernde Parenchymschichten stützt. Der ganze dorsale Teil des Gelenkes wird, den Prinzipien der Biegungsfähigkeit entsprechend, von einem Collenchympolster eingenommen, welches in seinen inneren, direkt an die Sclerenchymplatte[1]) angrenzenden Schichten (Fig. 129, *B*, ^{KI}) durch ungewöhnlich kleine, dickwandige Elemente charakterisiert wird.[2]) Hinzuzufügen ist noch, daß die Gefäßbündel in einer Reihe gelagert und ganz in das Sclerenchym eingebettet sind (Fig. 129, *B*).

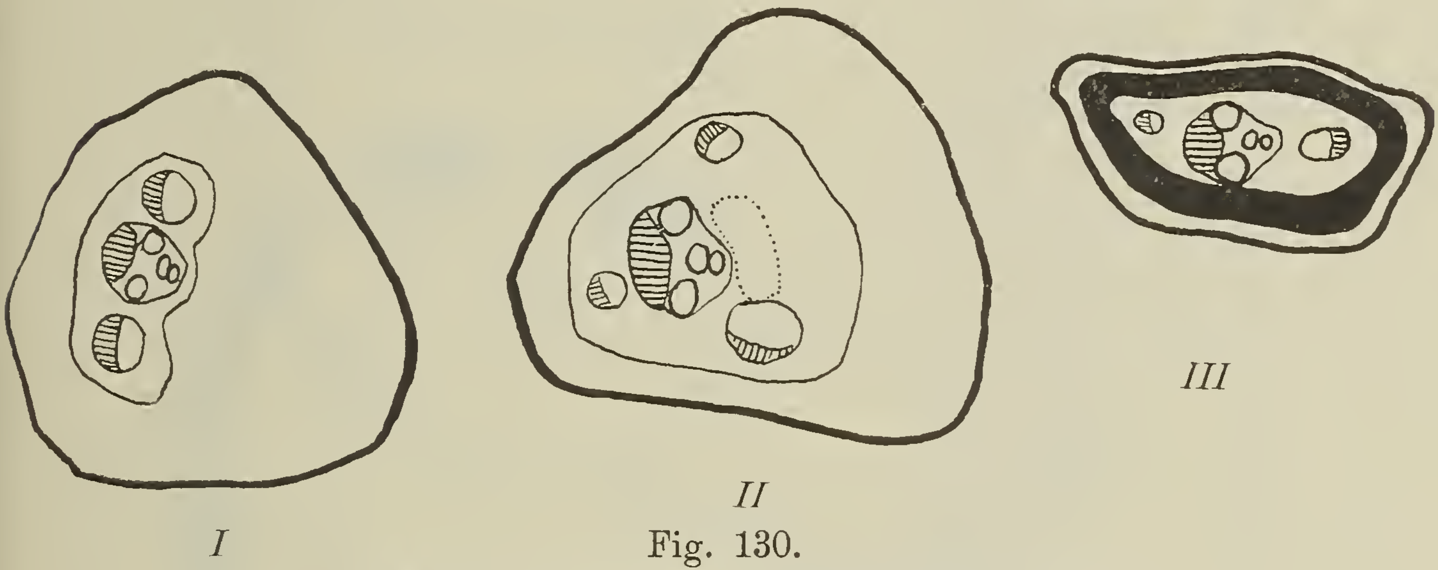


Fig. 130.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Poa annua* besteht das ganze Polster (Fig. 130, *I*), in seinen unteren Teilen aus gleichartigem, collenchymatischem Gewebe, welches auf der Sclerenchymplaste lagert, die die nebeneinander lagernden Gefäßbündel umschließt (Fig. 130, *I*).

Im oberen Teile, näher zum Internodium, bildet das Sclerenchym allmählich einen geschlossenen Ring (Fig. 130, *II*), in dessen Innern die Insel des zentralen Parenchyms eingeschlossen ist.

---

[1]) Dieser von Schwendener in den Gelenken der „Fiederblättchen“ bemerkte Umstand führte ihn zu der Schlußfolgerung, daß „eine so eigentümliche Form jede andere Krümmung als diejenige senkrecht zur Breitedimension des Bandes ausschließt.“ (l. c. p. 4.) — Bei den Gräsern verhindert ein derartiger Bau nicht im geringsten die Spreizung der Achsen voneinander in der Horizontalebene. (Vgl. weiter oben.)

[2]) Nach Millardet müßte es „Hartbast“ genannt werden; nach den Untersuchungen von Schwendener („Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*“) bestehen derartige Elemente bei *Mimosa* und anderen Arten der Hülsengewächse „aus echtem Collenchym, dessen Zellen stets lebendes Plasma führen“. (l. c. p. 1.)

Noch höher am Internodium verschwindet das zentrale Parenchym gänzlich und das ganze Zentrum wird von einer einzigen dichten Masse von dickwandigem, kleinzelligem Sclerenchym mit verschiedenartig gelagerten Gefäßbündeln ausgefüllt (Fig. 130, *III.*)

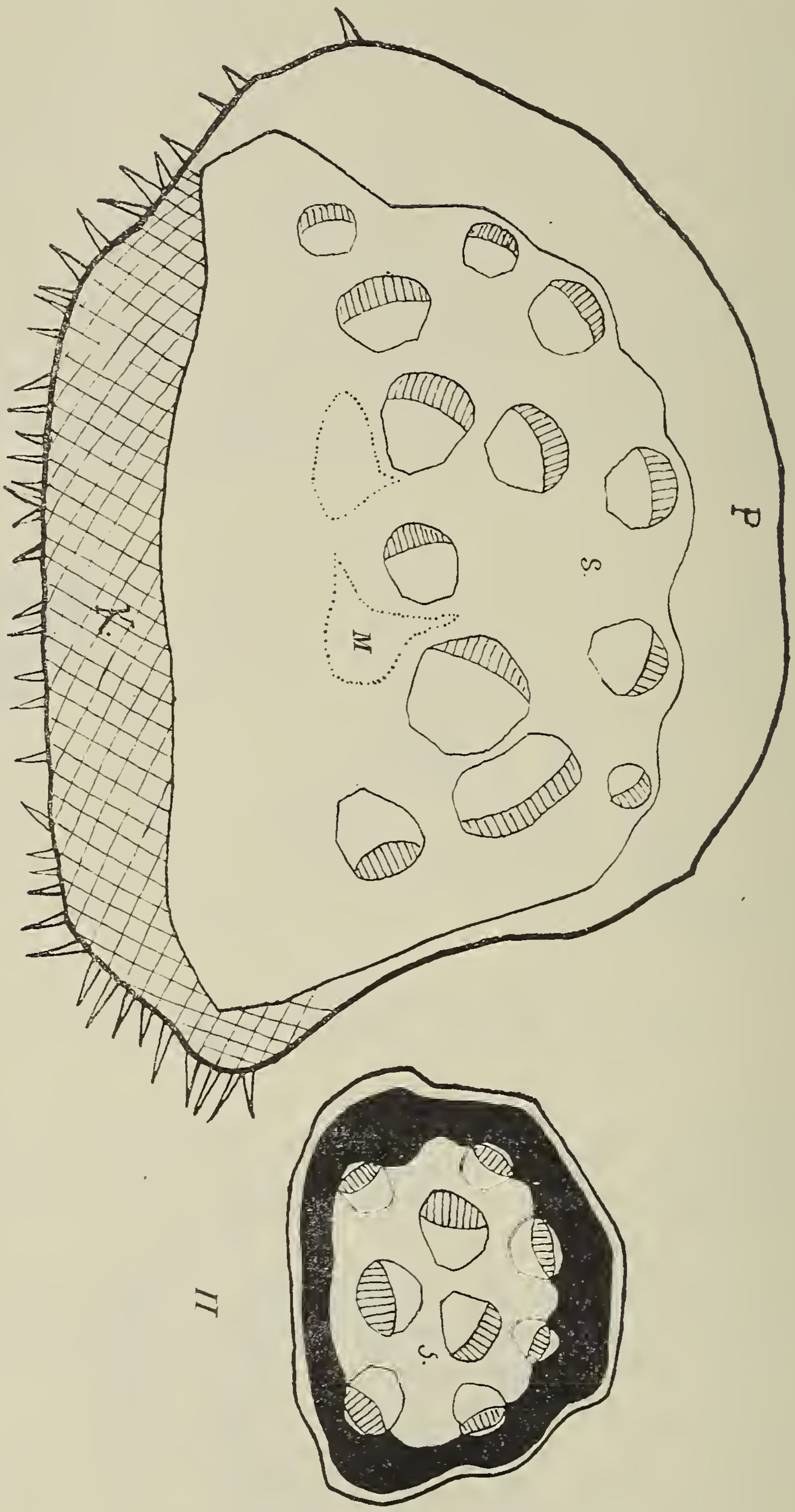


Fig. 131.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Gleichwie bei *Briza*, so ist auch bei *Poa* das chlorophyllführende Gewebe (bei *Poa* in Form eines geschlossenen Zylinders; Fig. 130, *III*; schwarzes Band) im Internodium ausgezeichnet entwickelt, im Gelenke verschwindet es und macht den Bewegungselementen Platz, welche mit einer nur unbedeutenden Anzahl von Chloroplasten versehen sind. Sogar an der entgegengesetzten, ventralen Seite des Gelenkes verschwindet das Assimilationsgewebe ebenfalls und an seiner Stelle bemerkt man chlorophyllarmes, dickwandiges Parenchym.

Bei *Phragmites communis* schließlich zeigt der Bau des Gelenkteiles des Astes wieder einen anderen Charakter.

Hier ist das Sclerenchym ungewöhnlich stark entwickelt (Fig. 131, *I*, ^{S}), in dem es nur im Zentrum des Organes kleine Partien von dickwandigem Parenchym übrig läßt (Fig. 131, *I*, ^{M}).

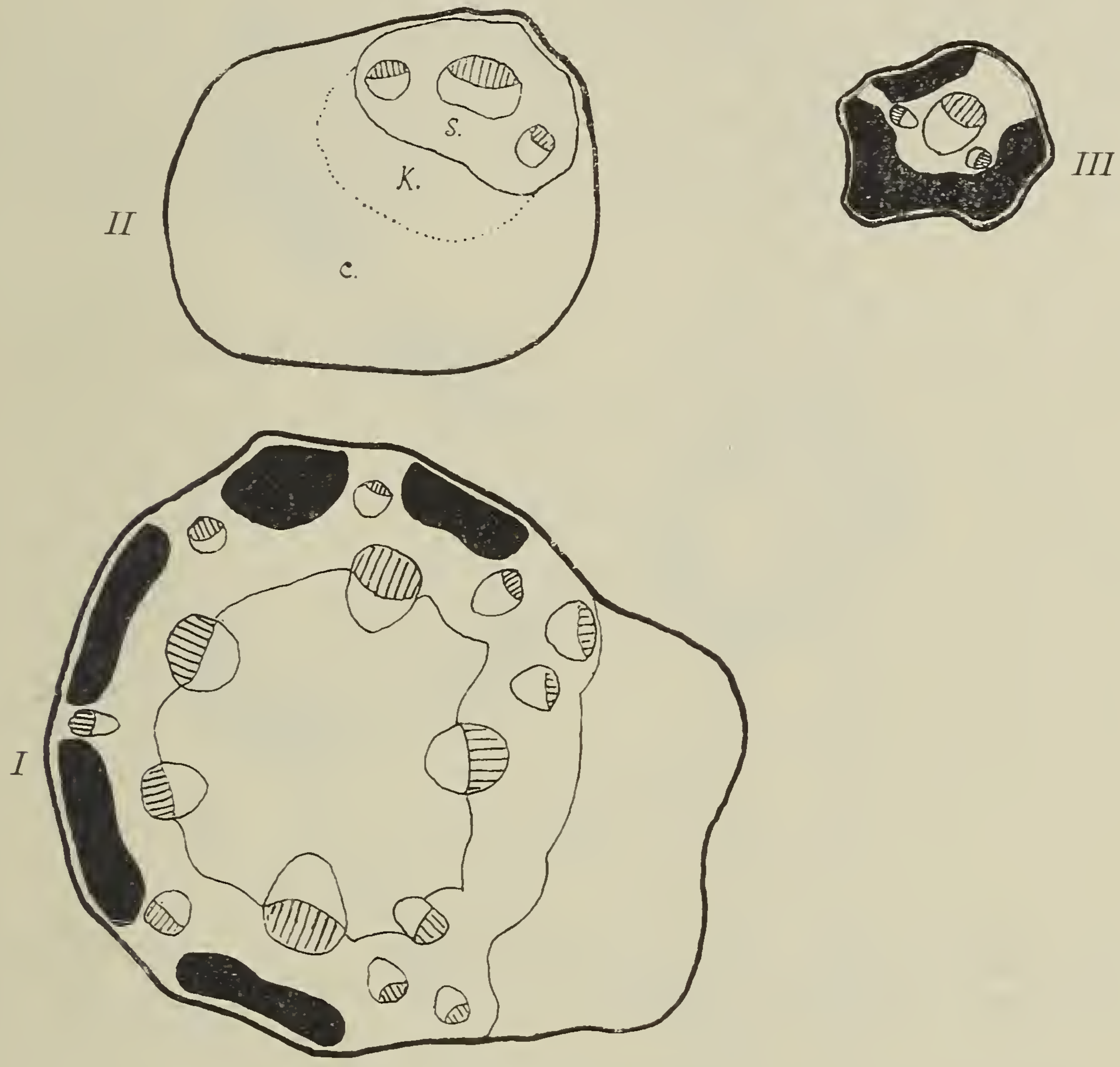


Fig. 132.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Die Gefäßbündel treten nicht zurück, sondern nähern sich eher der Oberfläche des Polsters, welches aus dickwandigem, getüpfeltem Parenchym besteht (Fig. 131, *I*, ^{P}), das unmittelbar von der Epidermis bedeckt wird. An der entgegengesetzten Seite des Gelenkes, unter dem Sclerenchym, verläuft eine Unterlage von Collenchym (Fig. 131, *I*, ^{K}), von welchem keine Spur in dem fast regelrecht radial konstruierten Internodium zu finden ist (Fig. 131, *II*).

In der Gruppe der *Agrostideae* bemerkt man bei *Milium effusum* (Fig. 132, *II*) und *Stipa pennata* (Fig. 133, *A* und *B*) in den Gelenken der Seitenachsen ein ebensolches Zurücktreten der

Gefäßbündel und ein Verschwinden des Sclerenchymringes, wie bei den meisten *Festucaceae.*

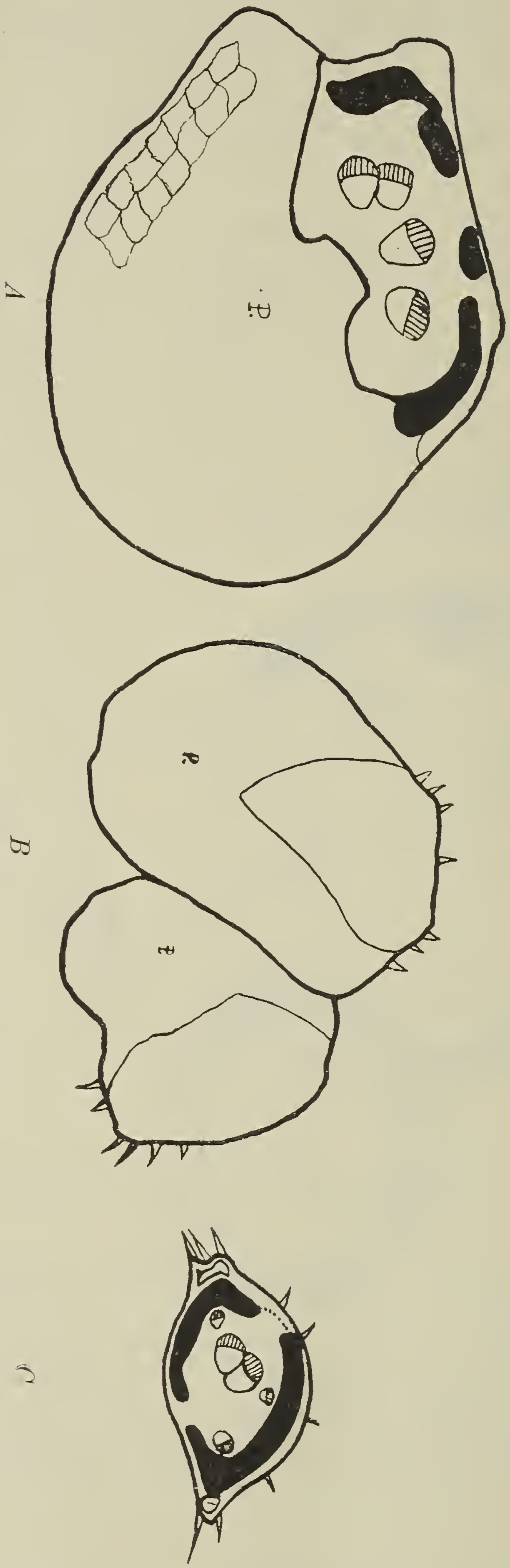


Fig. 133. (Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Milium* liegt auf dem dickwandigen Sclerenchym (Fig. 132. *II*, ^{s}) eine dickwandige Collenchymplatte (Fig. 132, *II*, ^{K}) von demselben Charakter, wie z. B. bei *Briza*, die von drei Seiten von mächtigem, dickwandigem Bewegungs-Collenchym (Fig. 132, *II*, ^{c}) umfaßt wird, welches von einer außerordentlich großen Anzahl von Intercellularräumen durchbrochen wird. Das chlorophyllführende Parenchym, wie solches oberhalb des Polsters (Fig. 132, *III*, schwarze Streifen), oder z. B. in den Gelenkteilen der Hauptachse (Fig. 132, *I*) sichtbar ist, kann in den Gelenkpartien der Seitenachsen unter den Polstern überhaupt nicht wahrgenommen werden (Fig. 132, *II*).

Bei *Stipa pennata* ist weder dieses noch jenes Collenchym sichtbar, sondern nur ein ungewöhnlich regulär gelagertes, sehr dünnwandiges Parenchym (Fig. 133, *A* u. *B* ^{P}), das sich auf ein hufeisenförmiges (Fig. 133, *A*) oder prismatisches (Fig. 133, *B* = Querschnitt zweier nebeneinander liegender Seitenachsen) Sclerenchym stützt, unter welchem — in unmittelbarer Nachbarschaft mit der Epidermis — Teile, höher am Stengel im Internodium, des stärker entwickelten (Fig. 133, *C*) chlorophyllführenden Gewebes sichtbar sind (Fig. 133, *A*).

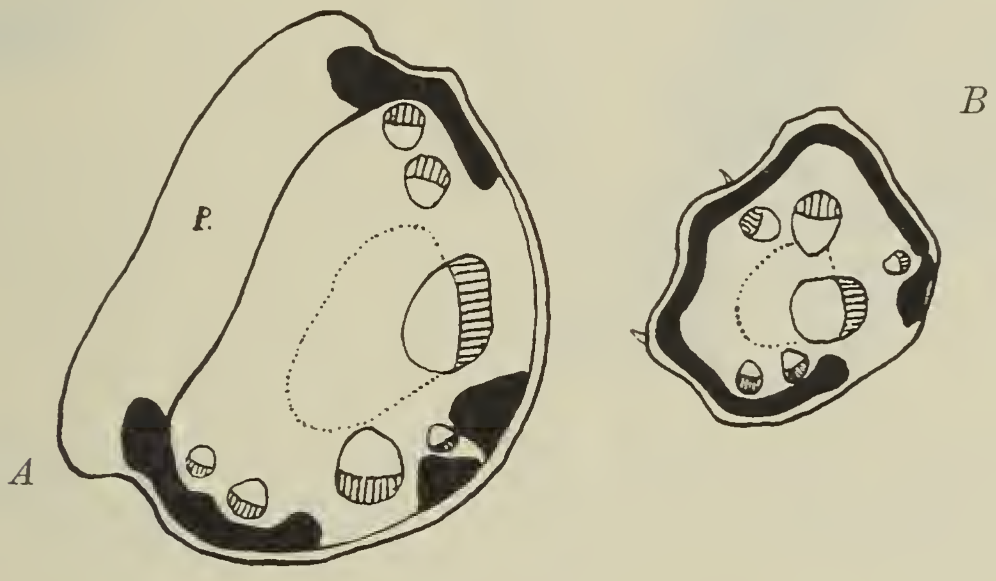


Fig. 134.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Agrostis* bleibt der Sclerenchymring unversehrt (Fig. 134, *A*), obgleich in dem Gelenkteile der Seitenachsen eine Umgruppierung der Gefäßbündel (Vergl. Fig. 134, *A* u. *B*) beobachtet wird. Er behält sogar an den Seiten und hinter dem Polster Teile des Chlorophyllparenchyms, welches im Internodium unter der Epidermis sich hinzieht, und nur hier und da, an der ventralen Seite der Astes, kleine Unterbrechungen zeigt (Fig. 134, *B*).

Der zentrale Teil, sowohl des Internodiums, als auch des Gelenkes, ist mit einem dickwandigen Parenchym angefüllt, welches reich an Intercellularräumen ist (Fig. 134, *A* u. *B* ^{M}). Das Bewegungspolster (Fig. 134, *A* ^{P}), welches unmittelbar auf dem Sclerenchymringe liegt, besteht aus typischem, dünnwandigem Parenchym. Das vollständige Verschwinden des chlorophyllführenden Gewebes, wie wir solches bei gewissen Vertretern der *Festucaceae* und *Agrostideae* gesehen haben, findet auch bei den *Phalarideae*, sowie auch bei den *Panicaceae* und *Avenaceae* statt.

Bei *Hierochloa odorata* lagert unter dem Polster des Bewegungsgewebes (Fig. 135, A^{P}) in Form einer unterbrochenen Platte Sclerenchym (Fig. 135, A^{S}) mit in das Parenchymgerüst (Fig. 135, A^{M}) eingebetteten Gefäßbündeln; im Internodium ist davon keine Spur vorhanden (Fig. 135, *B*). Das Gewebe des Polsters ist, wie wir bereits wissen, in dem Sinne differenziert, daß in den äußeren Zellschichten (Fig. 135, A^{P}) die Membrane dünner und die Chlorophyllkörner im Innern der Energiden weniger zahlreich sind, als in den inneren (Fig. 135, A, ^{PI}) dickwandigen, aber trotzdem auf Chlor-Zink-Jod ausgezeichnet reagierenden Elementen.

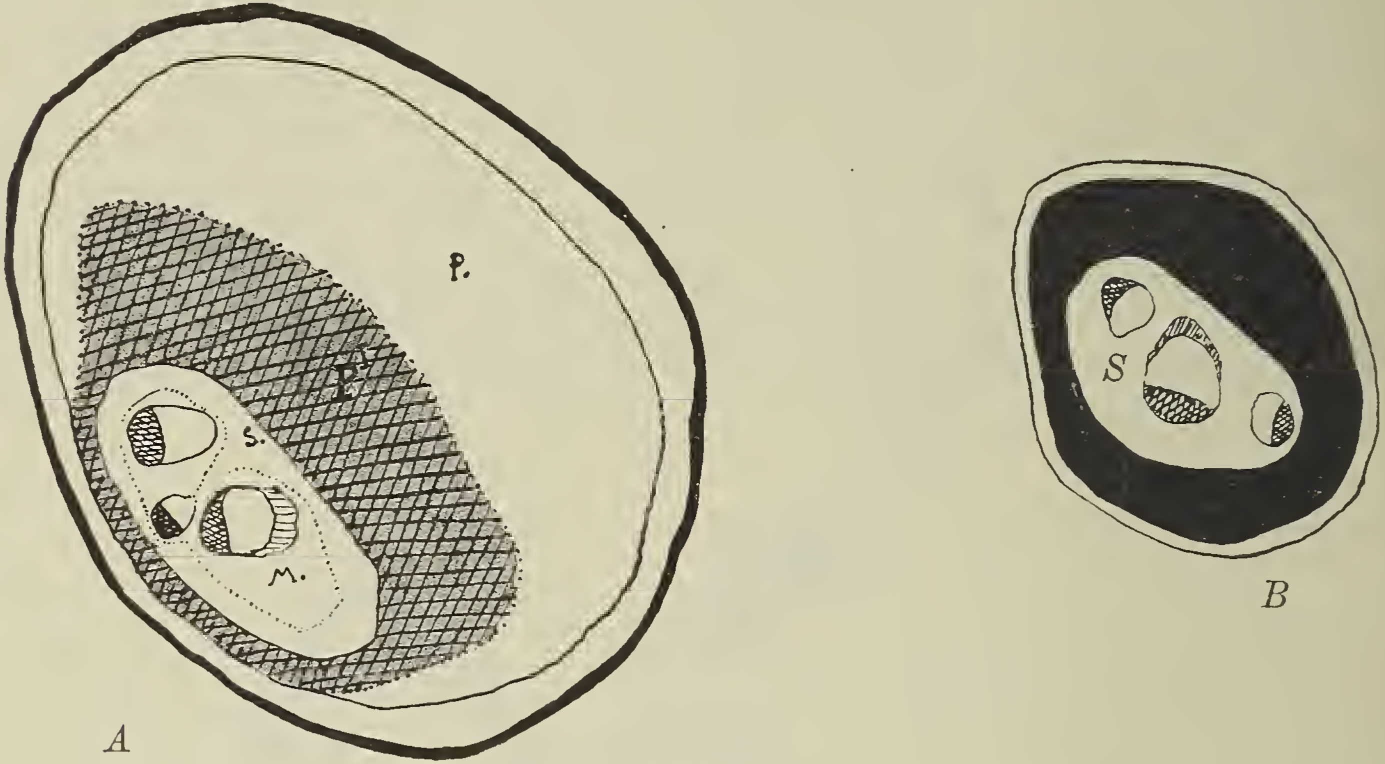


Fig. 135.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

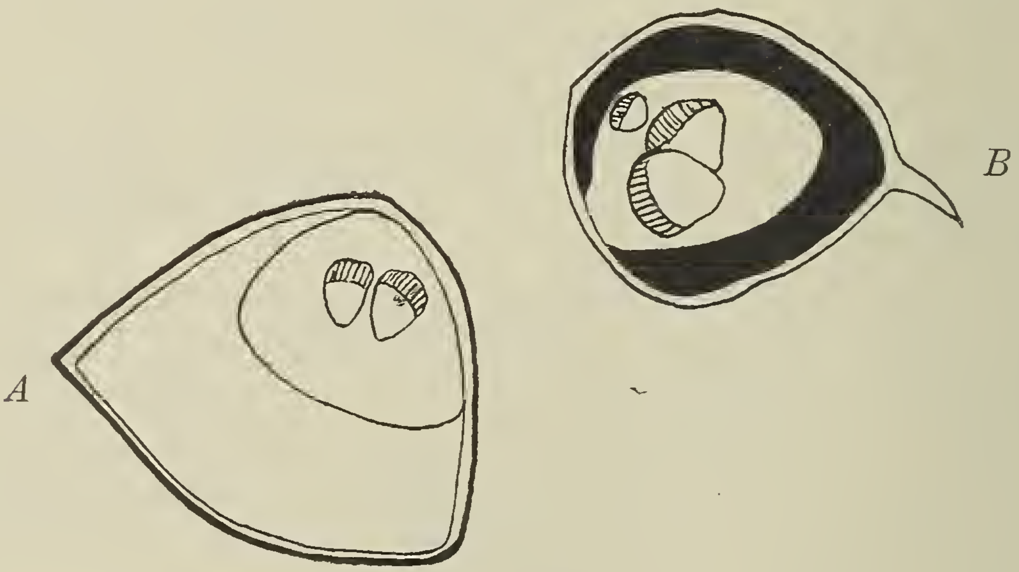


Fig. 136.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Anthoxanthum odoratum* stützt sich das collenchymatische dickwandige Bewegungsgewebe unmittelbar auf das Sclerenchym (Fig. 136, *A*), welches im Internodium — hoch über dem Polster — immer noch mit einer Seite direkt auf die Epidermis stößt (Fig. 136, *B*).

Panicum lineare, welches ganz außerordentlich große Zellen im Bewegungsparenchym des Polsters (Fig. 137, *A*) besitzt, ist merkwürdig dadurch, daß obgleich die Sclerenchymscheide ihre Gestalt (— sie ist hufeisenförmig —) und die quantitativ zunehmenden Gefäßbündel ihre Lagerung veränderten, — trotzdem aber die Gesamtheit dieser Elemente nicht nur kein Zurücktreten erkennen läßt, sondern im Gegenteile noch tiefer in das Innere des Astes eintritt (Fig. 137, *A*), wie dies die Prinzipien der Biegungsfähigkeit fordern, wobei sie von außen überall von typischem Parenchym und darauf von aus großen Elementen zusammengesetztem Sclerenchym (Fig. 137, *A*, s^1) umgeben ist. Im Internodium von *Panicum lineare* wird das Zentrum des Schnittes von Markparenchym eingenommen, um welches herum sich die, zum Teil in dasselbe eindringenden, mit dicken Membranen versehenen mechanischen Gewebe erstrecken (Fig. 137, *B*). Das außerhalb der Leitbündel ringförmig gelagerte Sclerenchym grenzt entweder direkt an die Epidermis, oder stößt an besondere bandförmige Auswüchse des dorsalen Teiles des Halmes (Fig. 137, *B*), welche chlorophyllführendes Parenchym mit den Gefäßbündeln enthalten. Die Enden dieser Auswüchse werden wiederum von mäßig großen Sclerenchympartien eingenommen (Fig. 137, *B*).

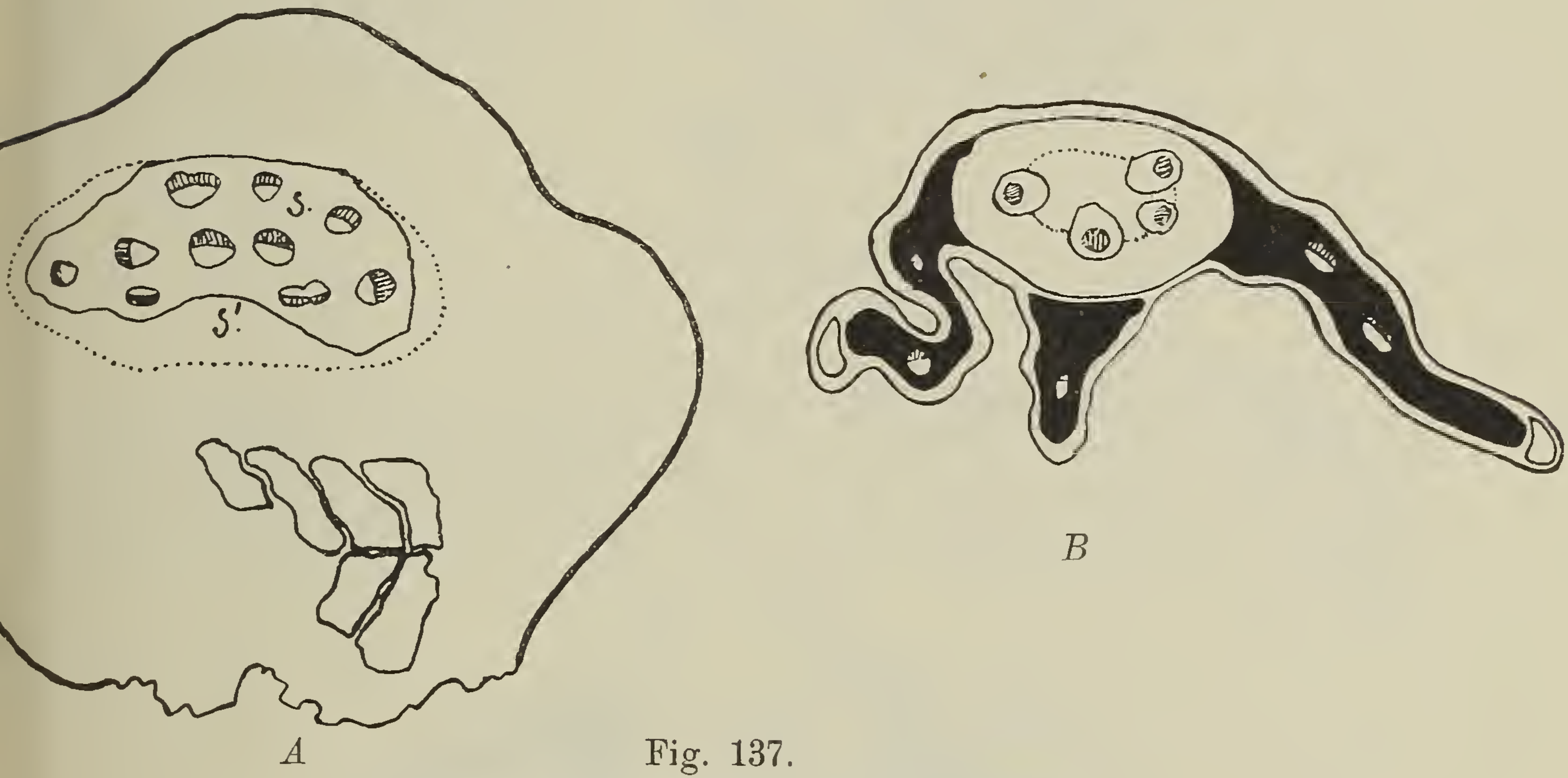


Fig. 137.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Panicum sanguinale* ist das Bild ein anderes, als wie bei *P. lineare,* denn das Sclerenchym, welches allseitig die zurückgerückten Gefäßbündel umgibt (Fig. 138, *I*), geht unter dem Parenchym des Polsters in feinzelliges Collenchym über (Fig. 138, I^C). Auf diese Weise entsteht der geschlossene Ring der mechanischen Gewebe, innerhalb welcher eine Partie schwach oder überhaupt nicht verholzten Markparenchyms eingebettet ist (Fig. 138, I^M).

Das Sclerenchym verläuft im Gelenke an der Seite desselben (Fig. 138, *I*) und verschwindet nur am dorsalen Teile des Polsters, welches mit langen, einzelligen Härchen besetzt ist.

Im Internodium wird das Zentrum des Organes von vollständig verholztem, getüpfeltem Parenchym eingenommen (Fig. 138, *II* ^{M}), in welchem die Gefäßbündel mit ihren Scheiden lagern. Um den erwähnten Parenchymzylinder herum befindet sich ein feinzelliges, unmittelbar an die Epidermis angrenzendes Sclerenchym (Fig. 138, *II* ^{S}). Die Epidermis ist, ebenso wie das Gelenk, mit Härchen besetzt, die aber weniger zahlreich und nicht so lang sind (Fig. 138, *II*).

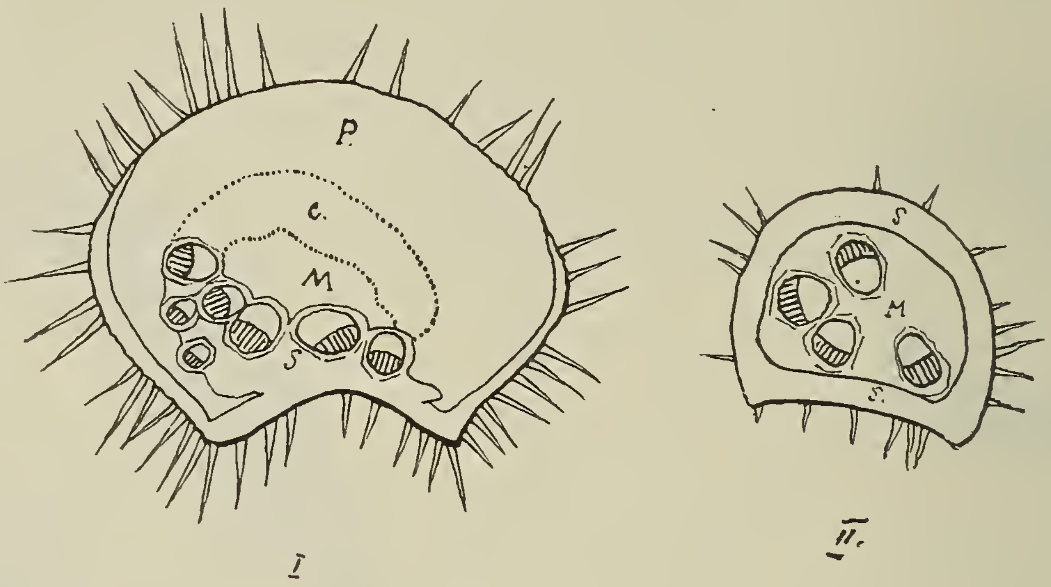


Fig. 138.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

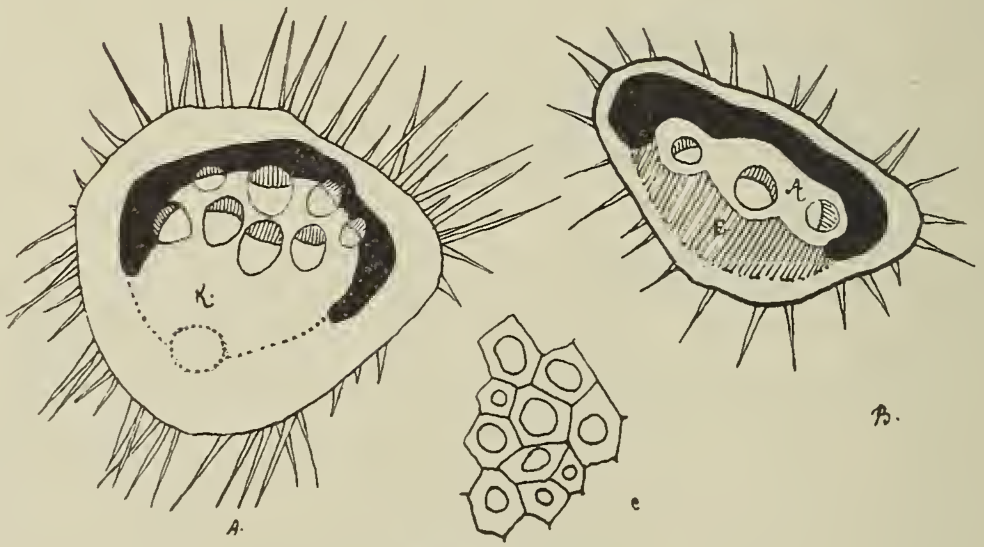


Fig. 139.
(Fig. *A* u. *B* gez. m. Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.
Fig. *C* gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Paspalum dilatatum* verschwindet die Collenchymscheide der zusammengedrängten Gefäßbündel, welche im Gelenke so deutlich auftritt, im Internodium und macht überall gleichmäßig verdickten, aber nicht verholzten Elementen Platz (Fig. 139, *C*), welche mit dem Bande des echten Sclerenchyms zusammen grenzen (Fig. 139, *B* ^{A}). Dieses letztere dient den Leitbündeln als Schutzvorrichtung und ist von unten und von den Seiten von einem stärkeführenden Gewebe (schwarz getuschter Teil) umgeben, welches seine Form je nach der Darstellung des Querschnittes des Internodiums verändert.

Was *Holcus* und *Avena* anbetrifft, so verdrängt bei ersterer Art das dreikantig-prismatische Sclerenchym im polsterförmigen Teile des Astes auf der ventralen Seite desselben vollständig die chlorophyllführende Gewebe-Schicht (Fig. 140, *A*), indem es auf diese Weise sich mit seiner breiten Seite unmittelbar an die Epidermis anlegt (Fig. 140, *A*). Die oberhalb des Gelenkes an den Seiten des einen, außerordentlich großen zentralen (Fig. 140, *B*), demjenigen von *Festuca* ähnlichen Bündels gelagerten Gefäßbündel treten hier zurück, indem sie vor sich nur diese Insel zurücklassen (Fig. 140, *A*, *B.P.* = Bewegungsparenchym, *Sc.* = Sclerenchym, *G.b.* = Gefäßbündel, *ChlP.* = Chlorophyllführendes Parenchym).

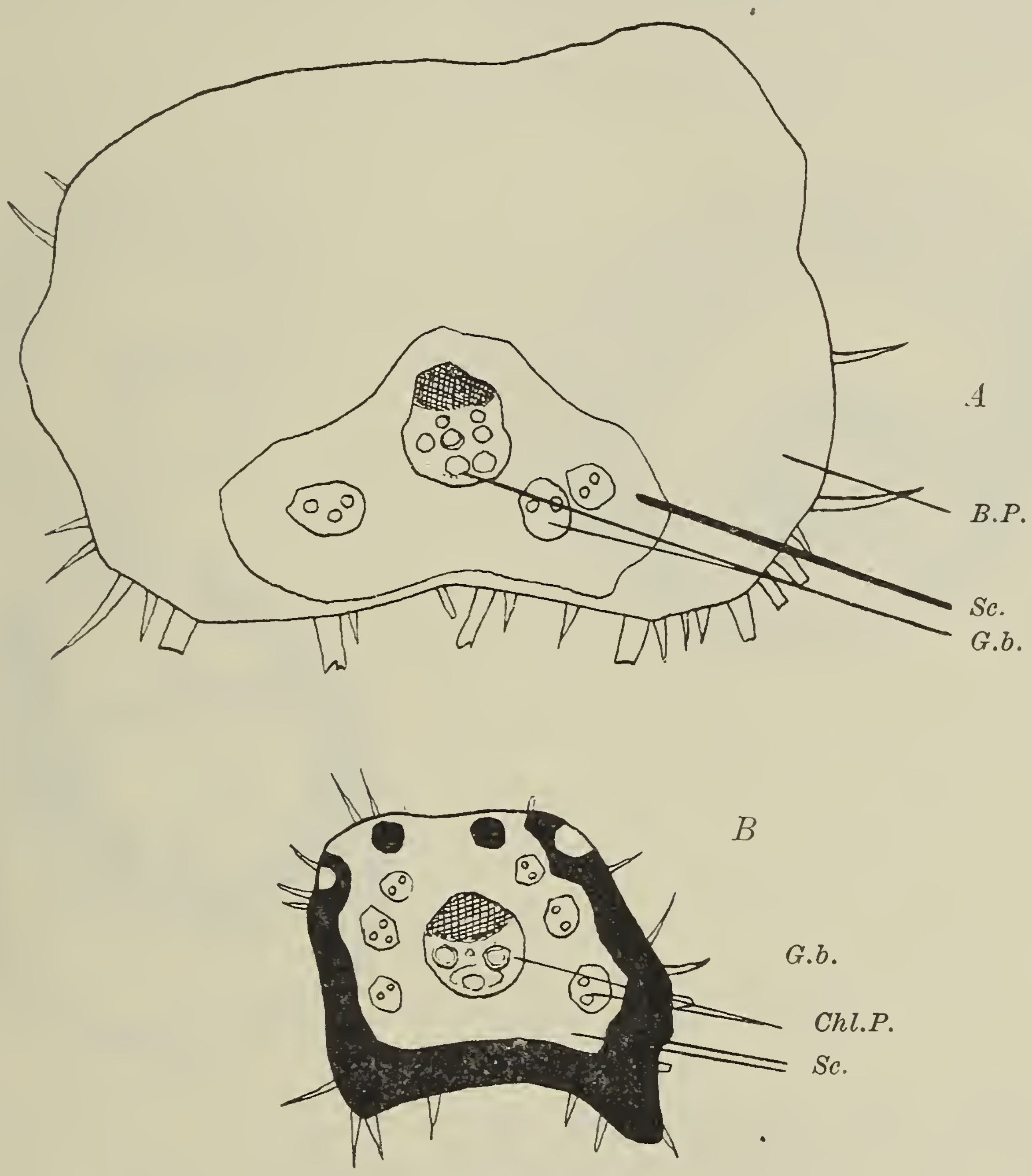


Fig. 140.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Avena sativa* behalten die Gefäßbündel im Polster mehr oder weniger ganz dieselben Beziehungen bei, wie auch im Internodium (Fig. 141, *A*). In diesem letzteren (Fig. 141, *A*) sind sie von einem mächtigen Sclerenchymringe umgeben, welcher sich auf der ventralen Seite des Astes direkt auf die Epidermis stützt; im Bewegungsgelenke ist das Sclerenchym bedeutend schwächer entwickelt (Fig. 141, A^S). Von außen ist dasselbe umgeben von mehreren Schichten stärkeführender Zellen (Fig. 141, A^{St}) mit dünnen, aber ähnlich wie Sclerenchym reagierenden Membranen; weiterhin folgt eine dickwandige Collenchymschicht (Fig. 141, A^K), die allmählich in Parenchym übergeht (Fig. 141, A^P), welches mit einer sehr beträchtlichen Menge von feinen Intercellularräumen versehen ist.

Eine ebensolche Zergliederung in eine stärkeführende, eine Collenchym- und eine Parenchym-Schicht finden wir auch bei *Zizania aquatica,* einem Vertreter der Gruppe der *Oryzeae.* In demjenigen Teile des männlichen seitlichen Blütenastes, welcher mit dem Bewegungspolster versehen ist, bemerken wir an der entgegengesetzten Seite eine Epidermisschicht, dann eine oder zwei Schichten von Parenchymzellen mit hier oder dort in das Protoplasma der Energiden eingestreuten Chloroplasten und einer Masse von Stärkekörnern, weiterhin ein Band von mit der innern Seite in das gemeinschaftliche Sclerenchymgerüst eingebetteten Gefäßbündeln; über letzteren aber lagern in dem stärkeführenden, nach der Seite des Polsters zu vorgewölbten Parenchym noch zwei oder drei an Umfang größere Gefäßbündel (Fig. 142, *A*). Hierauf folgt, wie bereits weiter oben gesagt, das dickwandige, feinzellige Collenchym (Fig. 142, A^K) und chlorophyllführende Parenchym (Fig. 142, A^P), welches mit einer Epidermis umgeben ist, die mit einer Menge von einfachen, langen, einzelligen Härchen bedeckt ist (Fig. 142, *A*).

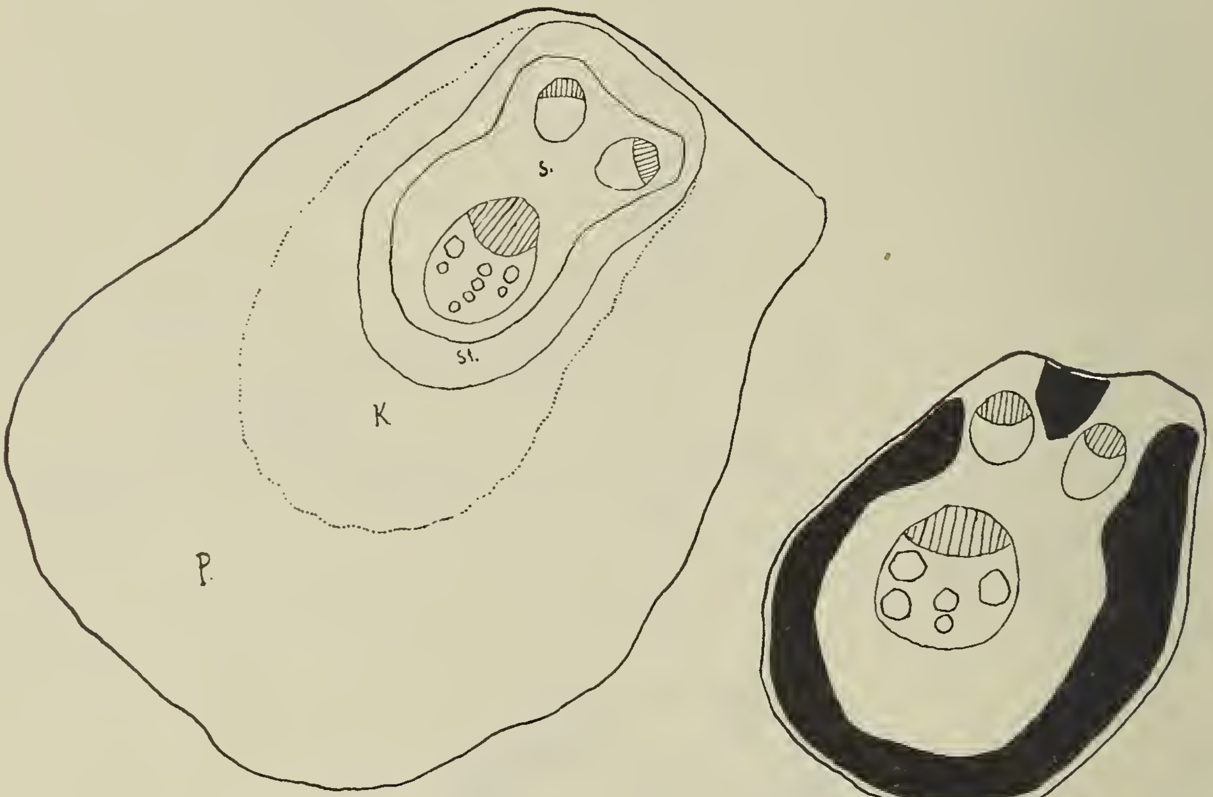


Fig. 141.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 3 u. Ocul. No. 6.)

Der internodiale Teil des Stengels ist allseitig mit einer dickwandigen, einschichtigen Epidermis bedeckt, die eine oder zwei Schichten chlorophyllführenden Parenchyms umschließt, unter welchem ein Ring von Sclerenchym lagert (Fig. 142, B ^{s}). In diesem sind die Leitbündel eingebettet. Das innere des Stengels ist mit chlorophyllhaltigem Parenchym ausgefüllt (Fig. 142, B ^{p}), welches ebenfalls mit Gefäßbündeln versehen ist, die auf der Seite der Leptomteile mit speziellen Sclerenchymscheiden ausgerüstet sind.

Dieselben Verhältnisse, wie in den männlichen Ästen, finden wir auch bei den Polstern des weiblichen Teiles des Blütenstandes (Fig. 142, *C*), nur mit dem Unterschiede, daß hier die Polster bedeutend größer sind, daß sie weniger dicht mit Härchen besetzt sind und daß die zentralen, im Innern des Markparenchyms gelagerten Gefäßbündel noch näher aneinander gerückt sind und sogar direkt zu einer gemeinschaftlichen Masse verschmelzen (Fig. 142, *C*).

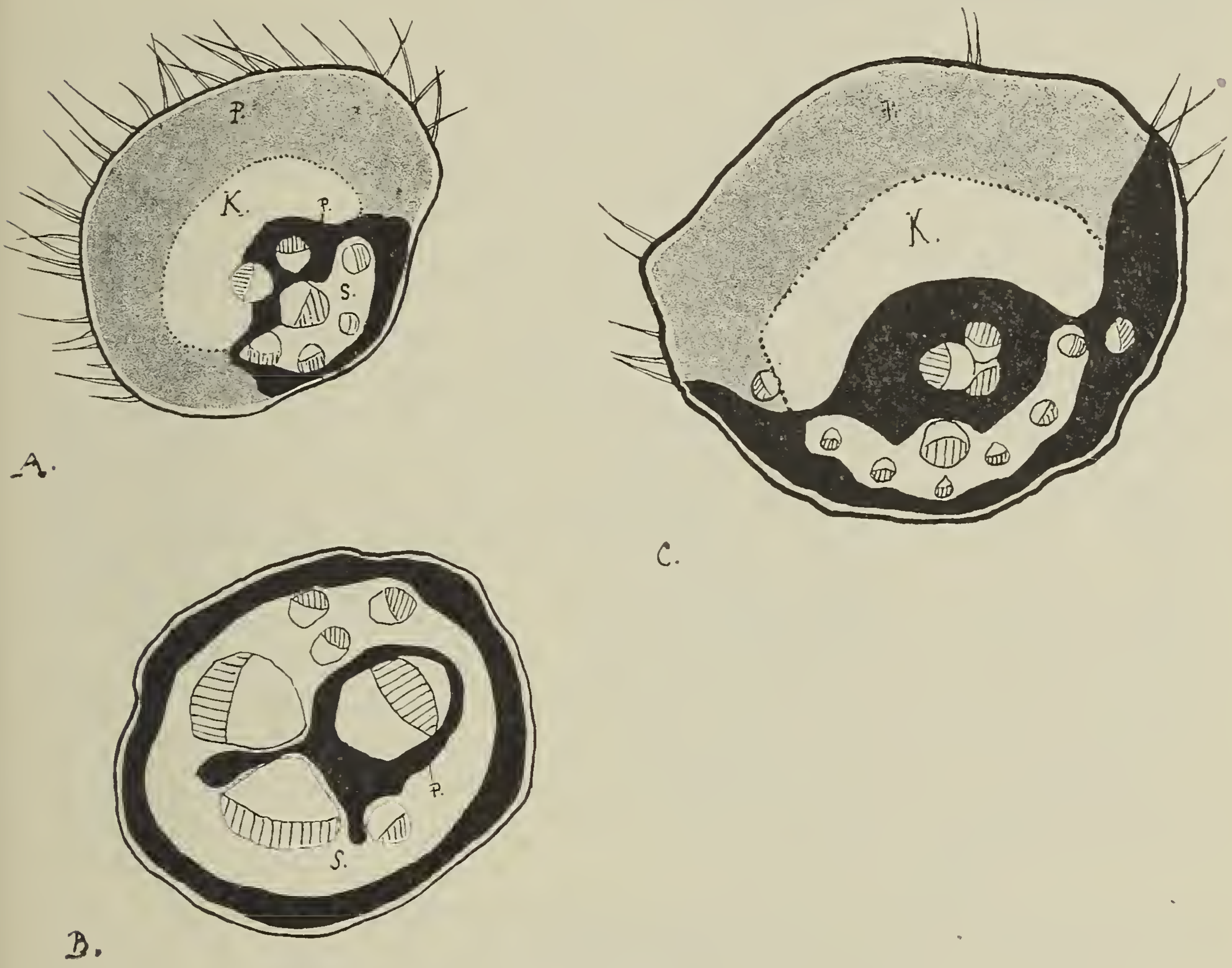


Fig. 142.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Im Verlaufe der Zeit, nach dem Abfallen der Früchte, zieht sich das Parenchym zusammen, während der collenchymatische Teil des Polsters zu verholzen beginnt, wobei er anfangs durch Floroglucin und Salzsäure nur an der Basis, später aber in seiner ganzen Ausdehnung gefärbt wird.

Dieser Umstand spricht, wie mir scheint, deutlich für die Abstammung des collenchymatischen Halbringes aus Sclerenchym oder vice versa, und bestätigt zugleich auch die Bedeutung dieser Metamorphose für die Bewegungsgelenke.

Bei *Zea* endlich sind die Gefäßbündel unter dem Polster auf eine Seite gerückt (Fig. 143, *A*), wobei die äußerste Schicht vollständig in ein gemeinschaftliches Sclerenchymband eingebettet ist (Fig. 143, A^{S}), während jedes der weiter oben im Parenchym lagernden Bündel seine eigene kleine Scheide besitzt (Fig. 143, *A*).

Über den Leitungsbahnen lagert eine dicke Schicht von feinzelligem Collenchym[1] (Fig. 143, A^{K}), welches allmählich in die Collenchymplatte übergeht, die aus großen Elementen[2] zusammengesetzt ist (Fig. 143, A^{KI}).

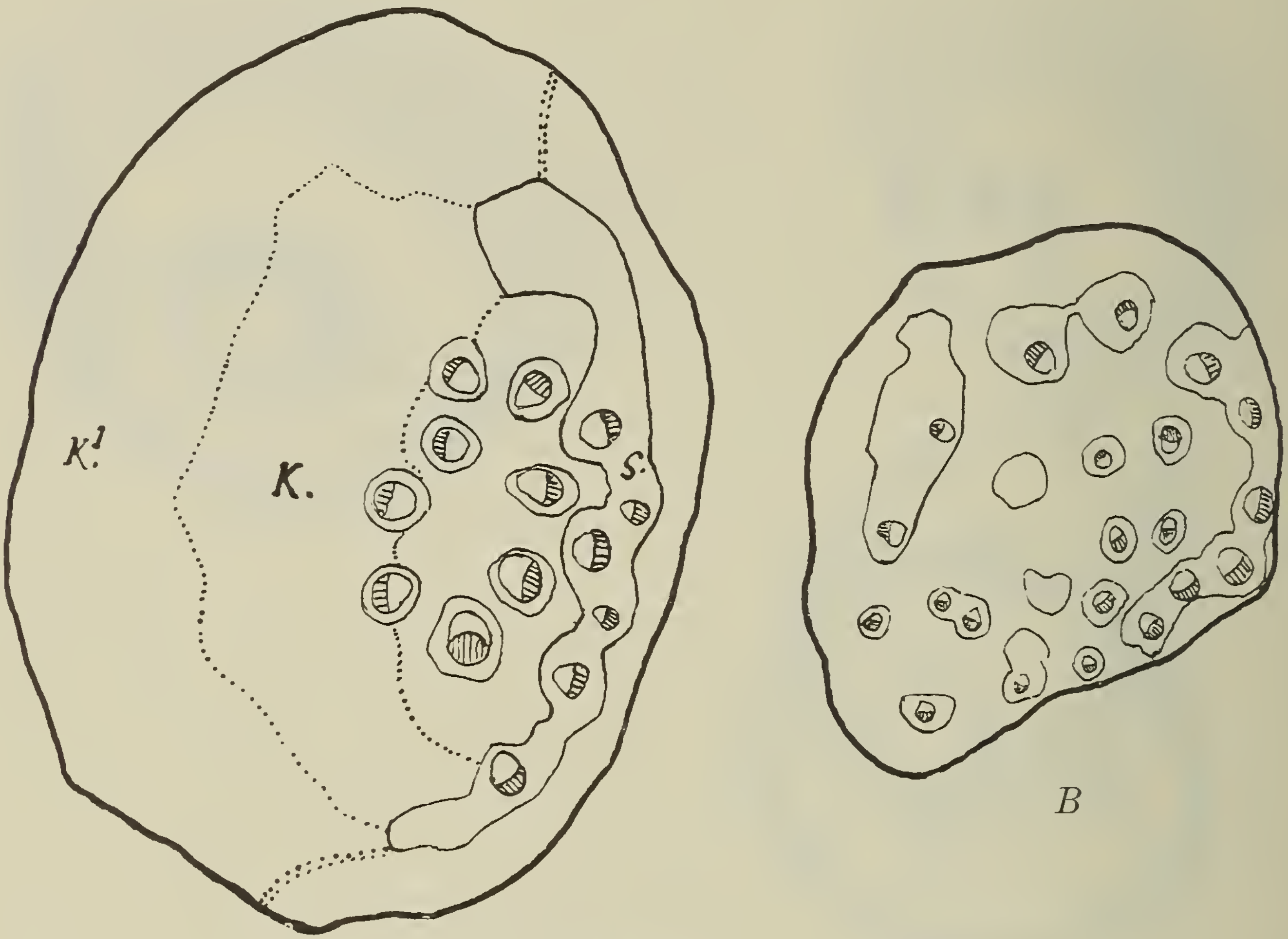


Fig. 143.
(Gez. mit Planar Zeiß u. Ocul. No. 6.)

Im Internodium, über dem Polster, verändert sich der Bau in dem Sinne, daß vom Collenchym keine Spur vorhanden ist (Fig. 143, *B*), während die stellenweise mit gemeinschaftlichen Scheiden von mechanischem Sclerenchymgewebe umgebenen Gefäßbündel den ganzen Schnitt der Achse einnehmen.

In der Gruppe der *Hordeae* sind infolge der schwachen Entwickelung der Bewegungsvorrichtungen irgend welche bedeutendere Charaktereinrichtungen der histologischer Elemente, wie es auch nicht anders zu erwarten war, nicht zu bemerken.

---

[1] Chlor-Zink-Jod färbt die Wände desselben violett.

[2] Bezüglich der Bedeutung des Collenchyms als Grundbestandteil des Bewegungsgewebes verweise ich auf die oben zitierte Arbeit Haberlandts, sowie auf „Physiologische Pflanzenanatomie“. p. 496—497.

Bei *Secale* z. B. beschränkt sich die ganze Sache, wie aus Figur 75, *A* ersichtlich ist, auf eine Verschiebung der Leitungsbahnen aus dem Sclerenchym (Fig. 75, *A*, untere Abbildung) in das Parenchym (Fig. 75, *A*, obere Abbildung), welches in den Gelenkteilen auf Kosten des ersteren zunimmt.

Wenn wir die Ergebnisse des oben gesagten zusammenfassen, so ist es klar, daß die von Moebius[1]), Dembski, Preuß u. A. in den von uns zitierten Abhandlungen mitgeteilten Darstellungen, welche fordern, daß in den biegungsfähigen Organen das Sclerenchym entweder nicht verholze[2]), oder dem Collenchym Platz mache, und daß die Gefäßbündel sich entweder im Zentrum des Organes gruppieren, oder an der Peripherie desselben (mitunter teils zentral, teils peripherisch, vgl. Seite 308), — sich nicht in vollem Umfange auf die hier untersuchten Gramineen anwenden lassen. Denn in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle ziehen sich die Leitungsbahnen in den Gelenkteilen der Seitenachsen ($n + 1$ Ordnung) mit dem Sclerenchym zusammen, welches dieselben mitunter in der Nähe oder weiter entfernt begleitet, meist aber dieselben gänzlich umgibt (— bald in Form von Bändern, bald in Gestalt von Hufeisen oder Prismen oder auch als geschlossener Ring —) auf die ventrale Seite des Astes zurück, indem sie sich entweder unmittelbar auf die Epidermis, oder auf das chlorophyllführende Parenchym stützen.

Ebenso ist auch die Ersetzung des Sclerenchym durch Collenchym nicht völlig ausführbar.

Bei *Zea Mays* z. B., sowie ferner bei *Zizania aquatica, Avena sativa, Milium, Poa, Briza* und *Anthoxanthum* wird allerdings in höherem oder geringerem Grade im Gelenke das Auftreten des letzterwähnten Gewebes beobachtet, welches die sclerotischen oder sclerenchymatischen oder auch parenchymatischen Elemente des Internodiums ersetzt, andererseits sind Vertreter vorhanden, welche es überhaupt nicht besitzen, wie z. B. *Holcus, Panicum, Agrostis, Hierochloa, Stipa* u. a. m.

Übrigens ist genau dieselbe Erscheinung in allerneuster Zeit (cf. Septemberheft der „Berichte“ 1909) von Karl Rudolph bei gewissen Vertretern der *Menispermaceae* beobachtet worden.

So ist z. B. bei *Coscinium Blumeanum* Miers und *Tiliacora racemosa* Colebr. in der unteren Hälfte des basalen Gelenkes eine vollständige Bastscheide vorhanden, welche durchaus nicht weniger entwickelt ist, als diejenige des Stieles.[3]) Außer dem Sclerenchym sind allerdings an diesen Stellen auch Collenchym und zahlreiche Steinzellen vorhanden.

---

[1]) „. . . allen (Polstern) gemeinsam ist ferner vor allen Dingen das Fehlen von Bastfasern und der Ersatz derselben durch Collenchym als mechanisches Gewebe im Polster.“ — Moebius, l. c. p. 48.

[2]) cf. Dembski, l. c. p. 150.

[3]) Ein solcher Bau gab dem Autor sogar Veranlassung zu folgender Erklärung: „Die Krümmungen in der unteren Hälfte des Basalknotens zeigen, daß auch dieser Teil als Gelenk fungiert hat. Es ist daher naheliegend, anzunehmen, daß die Sclerifizierung erst nachträglich eingetreten ist, vielleicht durch erhöhte Ansprüche an die Festigkeit veranlaßt. (l. c. p. 418.)

Unter Berücksichtigung dieser Facta muß konstatiert werden, daß prinzipiell in den biegungsfähigen Organen, — und als solche sind die Äste der Gramineen in ihren Gelenkteilen unbedingt aufzufassen, — auch Konstruktionen eines anderen Typus möglich sind, als derjenige, welcher völlig den angenommenen Anforderungen entspricht, welche bis jetzt bei der Beurteilung der Gruppierungen angewandt wurden, deren Aufgabe darin besteht, daß „die Arbeit, welche beim Wachstum (und ebenso auch beim Wechsel des Turgors) durch Überwindung der Gewebespannung zu leisten ist, möglichst verringert wird, ohne daß die Steifheit und Tragfähigkeit des Knotens allzusehr beeinträchtigt wird".[1])

Karl Rudolf, der Autor des angeführten Zitates, gelangte auf Grund seiner Beobachtungen über die Struktur der Gelenke bei den oben erwähnten *Menispermaceae* zu dem Schlusse, daß bei diesen vorzugsweise schlingenden Pflanzen, deren Heimat Ceylon und Java[2]) ist, die polsterartigen Anschwellungen, mit deren Hülfe das Blatt eine bestimmte Stellung in Bezug auf das Licht einnimmt, sich hinsichtlich des Charakters der Verteilung der Leitungsbahnen durch nichts von den durch Moebius und Preuß aufgestellten Typen unterscheiden. Sie gehören, nach den Worten des Autors, zu derjenigen großen Gruppe, welche sich durch die peripherische Lagerung der Gefäßbündel auszeichnet und zu welcher „Blattgelenke, welche Wachstumsbewegungen vermitteln" gehören, im Gegensatze zu der andern Gruppe, mit zentralen Gefäßbündeln, welche durch ihre Lagerung die verschiedenartigen Variationsbewegungen erleichtern.

Da nun bei den Gramineen die Spreizung der Achsen als eine Kombination der Wachstums- und Turgescenzprozesse erscheint, so liegt nichts wunderliches darin, daß die Bewegungsgelenke dieser Pflanzen sich völlig entsprechend weder in diese, noch in jene Gruppe einreihen lassen, sondern in gewissem Grade ihrer Konstruktion nach — sui generis — eine Sonderstellung einnehmen. Bei ihnen sind die Gefäßbündel in den meisten Fällen nach außen, aber nur an einer Seite der Achse gelagert, die andere ist gänzlich frei von ihnen.

Die Eigenartigkeit des Aufbaues der Gelenke wirkt auch auf die histologische Differenzierung der Gefäßbündel ein, welche in vieler Beziehung den Anforderungen des angenommenen Schemas nicht entsprechen.

Aus den Ergebnissen von Moebius, Preuß und Karl Rudolphs ist bekannt, daß in den Gelenken die mechanischen Scheiden der Gefäßbündel prinzipiell als Collenchym erscheinen, während sie in dem Internodium aus Sclerenchym bestehen.

In einigen Fällen, so z. B. bei *Rhus*,[3]) wo die Gefäßbündel im Gelenke in Form von einzelnen, feinen Leitbündeln verteilt sind, besitzen sie sogar keinerlei mechanische Zellen, um das Organ möglichst biegungsfähig zu machen.

---

[1]) Rudolph, Karl, Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Blattgelenke bei den Menispermaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges., Berlin. Bd. 27. 1909. Heft 7.) Vergl. auch A. Sperlich, l. c.

[2]) Czapek, J., Die Bewegungsmechanik der Blattgelenke der Menispermaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 27. 1909. Heft 7.)

[3]) cf. Moebius, l. c. p. 48.

Als Ausnahmen führt daher K. Rudolph die oben genannten Vertreter der Menispermaceen an, mit völlig gut entwickelten, mechanischen Sclerenchymscheiden.

Und tatsächlich, — unter allen bis jetzt untersuchten Pflanzen ist dieses Beispiel wirklich ein ganz allein stehendes, denn sogar bei den *Marantaceae*, — wo gleichfalls nach den Ergebnissen Dembskis, um die Leitbündel der Gelenke herum Sclerenchym lagert, das mitunter sogar stärker entwickelt ist, als im Blattstiele[1]), — verholzt es dort nicht.

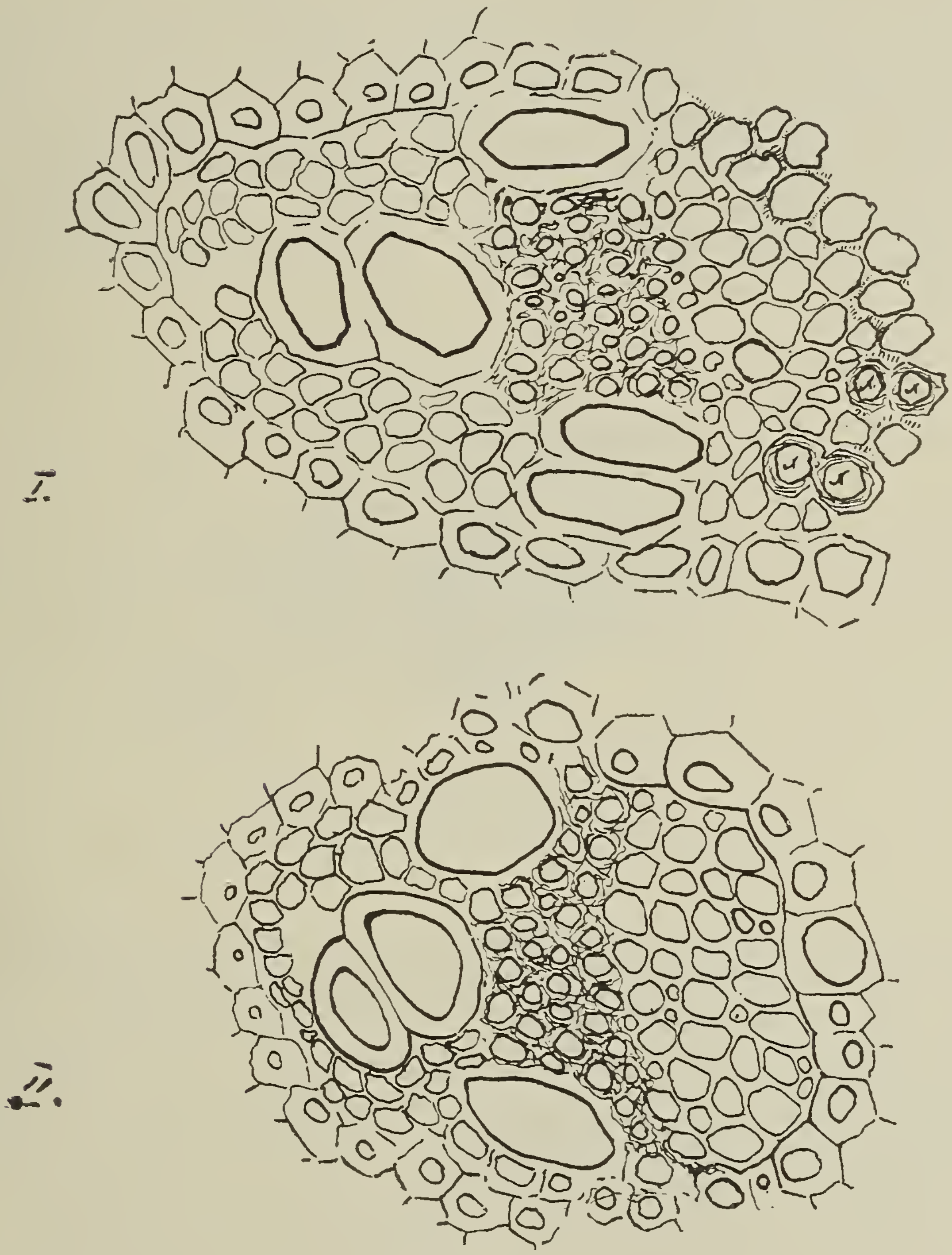


Fig. 144.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei den Gramineen verhält sich die Sache gerade umgekehrt. Fälle des völligen Verschwindens der Sclerenchymscheide der Gefäßbündel werden nur als große Seltenheit angetroffen. Unter den von mir untersuchten Vertretern der Gramineen besitzt einzig und allein nur *Glyceria aquatica* Sm. in dem mit dem Bewegungspolster versehenen Gelenkteile des Astes Leitbündel, welche mehr oder weniger den angenommenen Anforderungen entsprechen. Bei dieser Art sind, wie wir bereits wissen, die Gefäßbündel unter dem Polster zurückgerückt, aber sie bilden in jedem Falle noch einen Ring (cf. Fig. 123 auf Seite 311), dessen dorsaler Teil vollständig im Collenchym eingebettet ist. Und hier an dieser Stelle eben ist es, wo die Phloëmteile der Bündel keine Sclerenchymscheiden besitzen, die an ihrer inneren, d. h. an der Xylemseite (Fig. 144, *I*), so gut entwickelt sind. Auf der Seite des Phloëms beobachtet man als Spur der im Internodium vollständig vorhandenen Scheide (Fig. 144, *II*) nur einzelne, oder auch zu zweien oder dreien vorkommende, nicht verholzte Xylemelemente (Fig. 144, *I*, *xx*).

---

[1]) cf. Dembski, l. c. p. 150.

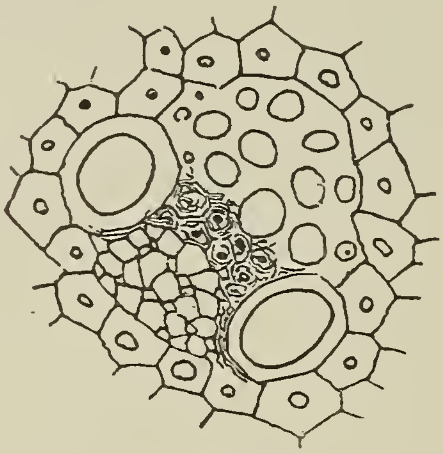


Fig. 145.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei allen übrigen Gräsern waren die Sclerenchymscheiden im Gelenke sowohl außerhalb als auch innerhalb der Gefäßbündel ausgebildet und verdünnten sich, und auch dies nur selten, nur in der vorderen Zone, an der Grenze ihrer Hadrom- und Leptomteile. In denjenigen Fällen, in welchen die Gefäßbündel in die allgemeine Sclerenchymmasse eingebettet sind, zeichnen sich diese Scheiden von den übrigen Partien desselben durch den Charakter ihrer Elemente aus. Diese letzteren werden durch Floroglucin mit Salzsäure augenblicklich gefärbt und fallen durch ungewöhnlich kleine Zellräume auf (Fig. 145 und 146), während bei den übrigen Zellen dieses mechanischen Gewebes die Reaktion allmählich erfolgt und die Zellräume viel größer sind.

An den Seiten des Gelenkes und an der dorsalen Seite desselben, und zwar besonders deutlich in denjenigen Fällen, wenn die Bündel am Rande des Sclerenchyms gelagert sind, pflegen die Zellräume der Scheide größer zu sein, was immerhin als keine allgemeine Erscheinung betrachtet werden darf.

Wenn die Gefäßbündel nicht mit einer gemeinschaftlichen Sclerenchymmasse verbunden sind, wie bei *Zea* oder *Zizania* (Fig. 142), sondern im Parenchym oder Collenchym liegen, so ist es selbstverständlich, daß ihre Scheiden sofort zu unterscheiden sind. Floroglucin zeigte in allen solchen Fällen die vollständige Verholzung derselben an. Diese Scheiden bestehen entweder aus mehreren Plasten dickwandiger Elemente (vgl. Fig. 146: *Zizania aquatica*), oder es ist nur eine Reihe solcher Elemente vorhanden, wie zum Beispiel bei *Avena sativa* in den äußeren Gefäßbündeln. Mit einem Worte: Das Vorhandensein von verholzten Sclerenchymscheiden um die Leitbündel in den Gelenken der Blütenstände der Gramineen muß als eine allgemeine Erscheinung für diese Pflanzengruppe betrachtet werden, im Gegensatze zu den bisherigen Darstellungen, welche auf die Untersuchung von Vertretern der Mono- und Dicotyledonen begründet sind, die mit Gelenkpolstern ausgerüstet sind.

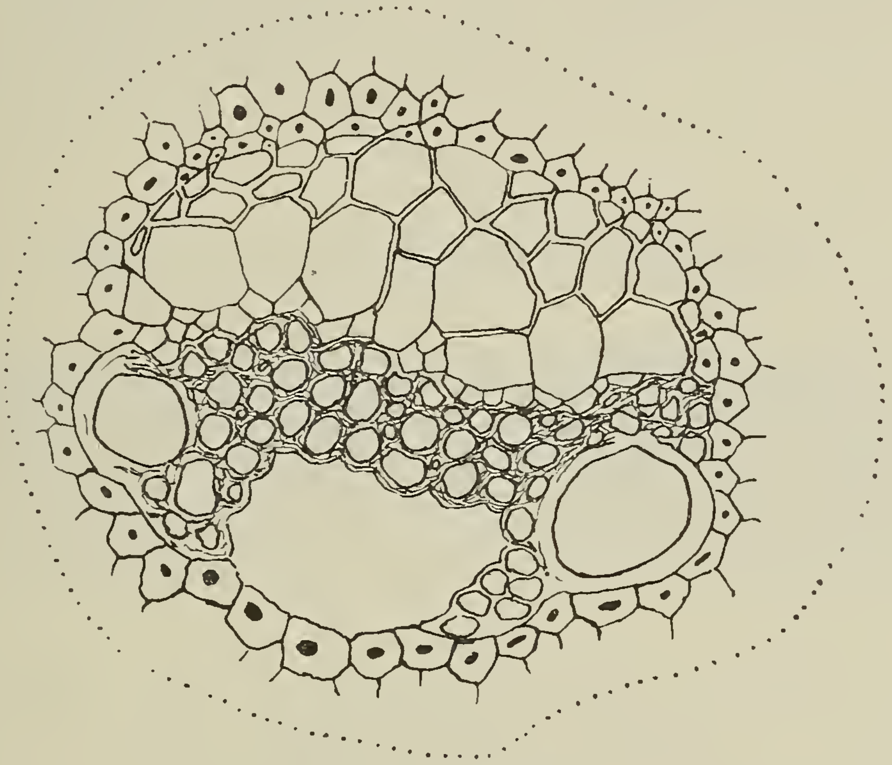


Fig. 146.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Was die innere Differenzierung der Xyleme und Phloëme im Internodium und im Gelenke anbetrifft, so ist der Unterschied, welcher sowohl hier wie dort bemerkt wird, ein so unbedeutender und besonders ein so unbeständiger, daß ich ihm keinerlei prinzipielle Bedeutung zuschreiben kann.

Bei *Glyceria* z. B. sind die Bündel annähernd von gleicher Größe und von gleichem Bau; es wird aber außerordentlich oft beobachtet, daß im Gelenke die Anzahl der seitlichen großen Gefäße wächst (vergl. Fig. 144, *I*), ebenso wie das vasale Parenchym, in dessen Mitte die ursprünglichen Gefäße gelagert sind, sich vergrößert (Fig. 144, *I* u. *II*).

Bei *Dactylis glomerata* sind in den Gelenkpolstern (Fig. 147, *II*) die Gefäßbündel des inneren Kreises, allgemein gesagt, nicht nur größer als ihre Internodialteile (Fig. 147, *I*), sondern auch die Grundelemente des Phloëms und Xylems differieren gleichfalls in der Größe.

Im Gelenke sind sie größer (Fig. 147, *II*), aber außerdem beobachtet man im Xylem hier in der Mehrzahl der Fälle kein großes zentrales Gefäß, wie solches im Internodium stets deutlich sichtbar ist (Fig. 147, *I*). Ferner ist noch zu bemerken, daß im Polster die Nachbarbündel oft miteinander verschmelzen, und alsdann wird, anstelle der großen zentralen Gefäße, welche man noch in den akropetalen Teilen des Polsters (Fig. 148, *I*) wahrnehmen kann, der ganze Raum zwischen den äußersten Gefäßen durch regelmäßige Reihen von kleinen, stark verholzten Elementen ausgefüllt (Fig. 148, *II*).

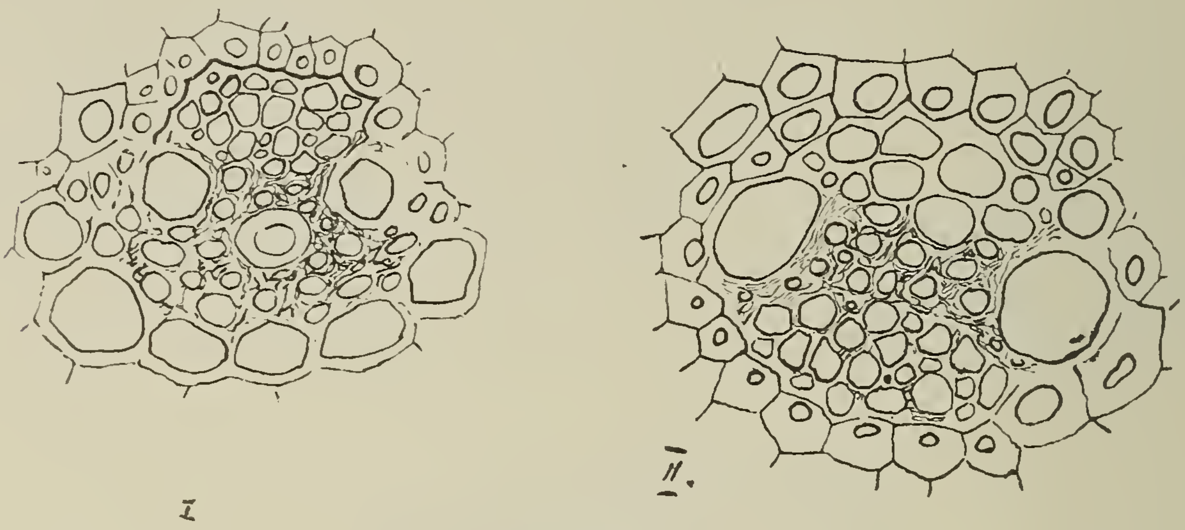


Fig. 147.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Dieselbe Erscheinung der Verschmelzung der Gefäßbündel in den Gelenkteilen der Seitenachsen des Blütenstandes wird auch bei *Festuca* beobachtet, wo der Vorgang sich in genau derselben Weise abspielt wie bei *Dactylis*.

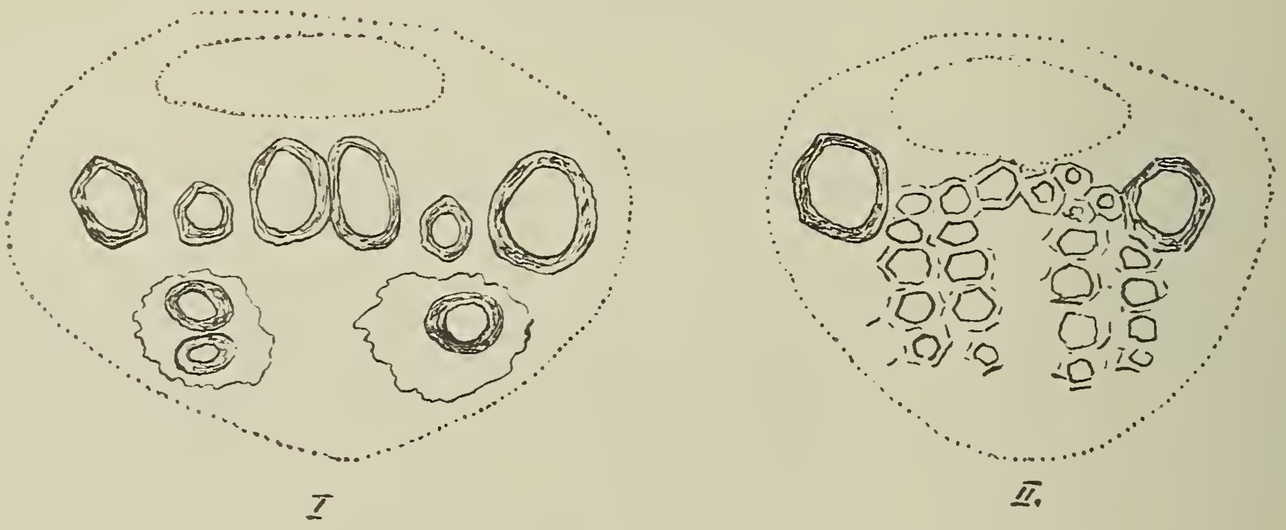


Fig. 148.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Bromus* sind an den Seiten des Bündels zwei große Gefäße gelagert, vor denselben liegen, eines hinter dem andern, zwei ursprüngliche Gefäße, an deren Seiten bis dicht an die Sclerenchymscheiden heran, der ganze Raum mit nicht verholztem Vasalparenchym ausgefüllt ist. An der Grenze des Hadroms, sich zwischen die Gefäße einkeilend, erstrecken sich die kleinen Elemente des

Xylemteiles des Bündels (Fig. 149), welche Schwendener „eine Querzone verdickter Zellen“[1]) nennt.

Im Bewegungspolster besteht der ganze Unterschied nur darin, daß diese letzteren Elemente sich etwas schwächer entwickeln, d. h. es sind deren weniger vorhanden, ihre Zellräume sind größer und folglich auch die Wände dicker, als im Internodium.

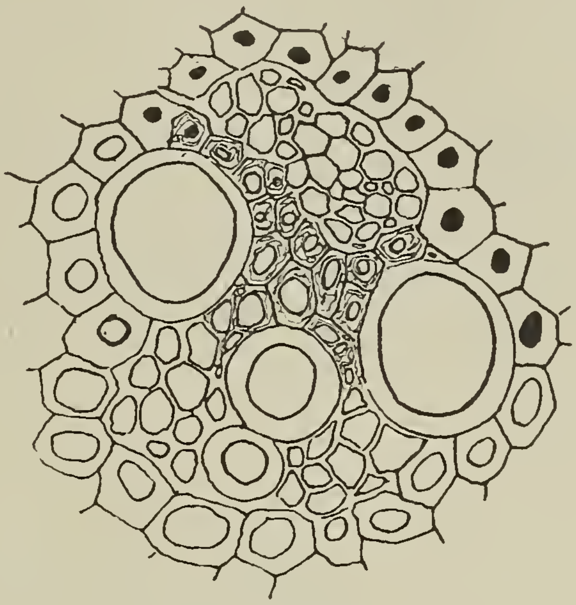


Fig. 149.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

Bei *Glyceria aquatica* ist, wie aus den oben beigefügten Abbildungen ersichtlich ist (Fig. 144, *I* u. *II*), im Gelenke das Vasalparenchym des Xylemteiles der Bündel kräftiger entwickelt (Fig. 144, *I*), dafür ist das Phloëm räumlich viel kleiner als dasjenige, welches in den internodialen Teilen der Äste vorhanden ist (Fig. 144, *II*).

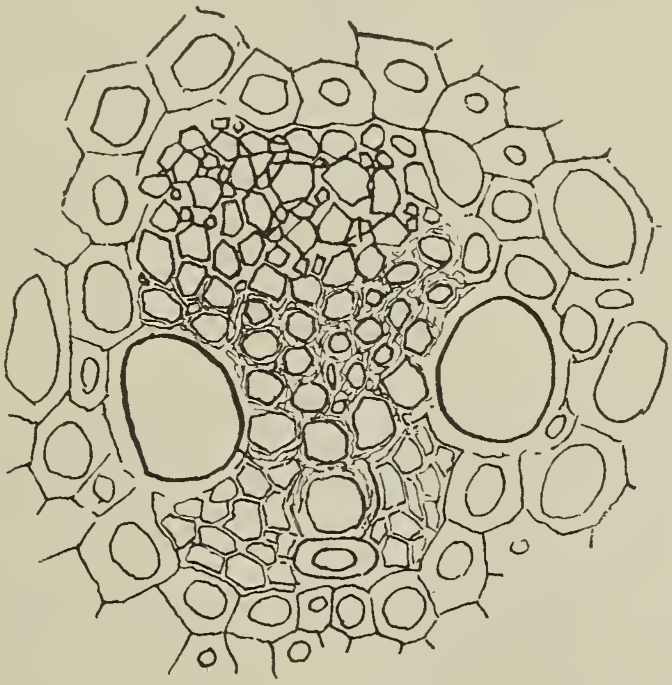


Fig. 150.
(Gez. mit Obj. Leitz No. 6 u. Ocul. No. 6.)

---

[1]) Dr. S. Schwendener, l. c. p. 177.

Bei *Briza media* (Fig. 150) ist keinerlei Unterschied im Bau der Bündel im Gelenk und im Internodium zu bemerken. Sowohl hier wie dort werden die Seiten ihrer Xylemteile von großen Gefäßen eingenommen, während der zwischen ihnen liegende Raum wie gewöhnlich mit einer großen Anzahl von „verdickten Zellen" eingenommen wird, vor welchen zwei ursprüngliche Gefäßelemente lagern. Das vasale Parenchym und die Phloëmteile der Bündel sind in beiden Partien des Astes ebenfalls ganz gleich entwickelt.

Panicum sanguinale besitzt im Internodium Gefäßbündel mit zerrissenen ursprünglichen Gefäßen, ähnlich wie bei dem allbekannten *Zea;* im Gelenke beobachtet man anstatt des schizogenen Ganges zwei Reihen (gewöhnlich von je drei oder vier Elementen) mäßig großer Tracheen.

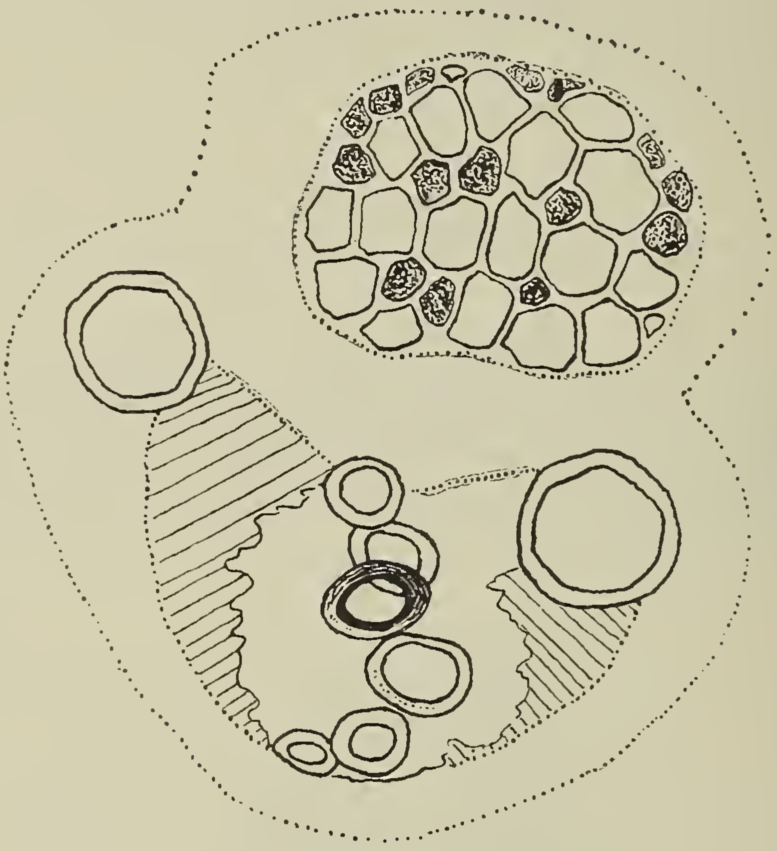


Fig. 151.

Genau dasselbe ist von der Mehrzahl der Gefäßbündel von *Avena sativa* zu sagen, bei welcher die Phloëmpartien durch Regelmäßigkeit ihrer Lagerung und die Größe der Siebröhren in die Augen fallen (Fig. 151, das Phloëm ist detailliert gezeichnet, die übrigen Teile schematisch), welche in dieser letzteren Beziehung nur den Siebelementen von *Zizania aquatica* (cf. Fig. 146) nachstehen und keinerlei irgendwie charakteristische Unterschiede im Bau der Bündel ihrer Gelenke im Vergleich zu den Internodien erkennen lassen.

Diese angeführten Beispiele, deren Anzahl ich nicht für nötig halte, durch die Aufzählung aller von mir in dieser Beziehung untersuchten Objekte zu vergrößern, scheinen mir hinreichend zur Bestätigung des oben gesagten zu sein.

Das, was z. B. Br. Dembski als Regel in den Gelenken der *Marantaceae*¹) beobachtete, nämlich die außergewöhnlich kräftige

---

¹) cf. Dembski, Br., l. c. p. 150.

Entwicklung der engen Gefäße (welche, da sie keinen Platz mehr innerhalb der Sclerenchymscheide haben, im Grundparenchyme eingebettet sind), oder eine Verkürzung aller Hauptelemente der Bündel, konnte ich bei den Gramineen nicht wahrnehmen.[1]

* * *

Allgemeine Ergebnisse und Schlußfolgerungen.

Wie also aus dem oben gesagten ersichtlich ist, verfügen die Gramineen über außerordentlich verschiedenartige Bewegungseinrichtungen. Einerseits sind „die wulstförmig verdickten Basen der Blattscheiden“[2] unter dem Einflusse eines äußeren Reizes zu einem ungleichmäßigen Wachstume befähigt, demzufolge der ganze Halm wieder in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt; andrerseits sind die Blütchen derselben mit autonom tätigen Organen in Form von Lodiculae[3] versehen, welche zur Öffnung ihrer Hüllen dienen, und schließlich erfolgt die seitliche Abspreizung der anfänglich zusammengefalteten, oft sehr zahlreichen und stark verzweigten Blütenstände wiederum durch in ihrer Tätigkeit von Schwerkraft und Licht unabhängige, spezielle Gewebepolster, welche sich entweder an beiden, oder auch nur an der einen Seite des Spreizungswinkels befinden.

Alle meine vergleichenden anatomischen Untersuchungsergebnisse sprechen direkt dafür, daß die Gebilde letztgenannter Kategorie topographisch und genetisch nichts anderes sind als differenzierte Rindenteile, welche örtlichen speziellen Funktionen angepaßt worden sind. Diese Differenzierung äußert sich in verschiedener Weise. Äußerlich erscheint dieselbe in den meisten Fällen genau in derselben Weise, wie bei denjenigen „Polstern“, welche M. Moebius untersuchte; wie dort, so auch hier bilden diese Organe „Anschwellungen, welche sofort durch Gestalt und Färbung auffallen“. Diese Polster sind mit einer mitunter stark mit Härchen besetzten Epidermis umgeben (*Zea, Brachypodium, Zizania*); manchmal ist diese Behaarung hier schwächer, als an den übrigen Teilen des Stengels (*Holcus, Phragmites* u. a.), oder endlich diese Behaarung ist hier überhaupt nicht vorhanden, wie z. B. bei *Hierochloa, Stipa, Festuca* u. a. m.

Der Charakter und Bau der Elemente der Epidermis ist, wie solches auch von Dembski bei den *Marantaceae* beobachtet wurde, bei den Entfaltungspolstern der Gramineen stark verschieden von der höher hinauf an der Achse befindlichen Rinde. Bei dieser letzteren sind die Zellen (bei allen von mir überhaupt untersuchten Gramineen) langgestreckt, ihre äußeren wellenförmigen Wände sind unterbrochen, stark verdickt; in den Polstern wird in den meisten Fällen keine solche Regelmäßigkeit der Lagerung beobachtet, und wenn eine solche vorhanden ist, so haben die Zellen hier eine andere Gestalt und bilden gar keine Spaltöffnungen, welche sich so zahlreich reihenweise im Internodium erstrecken.

---

[1] Rudolph, K., macht auf noch eine Eigentümlichkeit im Bau der Gelenkpartien der Gefäßteile der Bündel aufmerksam, welche wiederum den Gelenken und Internodien der Gramineen allgemein eigen ist: nach seinen Beobachtungen ist das vasale Parenchym „im Gelenke vollständig unverholzt und dünnwandig“. (l. c. p. 414.)

[2] Haberlandt, l. c. p. 500.

[3] Vergl. die Untersuchungen von Hackel, E., Über das Aufblühen der Gräser. (Bot. Zeitg. 1880); und „Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser (Bot. Jahrb. für Syst. Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie. 1881.) und von Zuderall, Heinz, Über das Aufblühen der Gräser (Sitzber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien. Oktober 1909.) u. v. Jul. Schuster, Über die Morphologie der Grasblüte. (Flora. B. 100. H. 2.)

In dieser Beziehung sind die Polster der Gramineen analog den Bewegungsgelenken aufgebaut, wie solche die Vertreter der von Heald, Preuß und Moebius untersuchten Gattungen aufweisen; sie unterscheiden sich aber von den Marantaceen, bei denen gerade die Epidermis der Bewegungsgelenke besonders reich an Spaltöffnungen sind.[1])

Histologisch bestehen die Polster 1) entweder ausschließlich aus dickwandigem (*Phragmites, Bromus secalinus*), oder aus dünnwandigem Parenchym (*Hierochloa, Stipa, Agrostis, Graphephorum, Bromus arvensis, Festuca rubra, Dactylis, Avena, Secale* u. a. m.), welches mehr oder weniger reich mit Poren und in den meisten Fällen mit deutlichen Intercellularräumen versehen ist; 2) oder aber das diese Entfaltungspolster bildende Gewebe verändert sich in dem Sinne, daß es einen collenchymatischen Charakter annimmt (*Poa annua, Briza, Anthoxanthum, Zea Mays, Festuca glauca* u. a. m.)

Hierbei wird häufig der dorsale Teil des Polsters derartig differenziert, daß die äußersten Schichten desselben, die aus ihrem Umfange nach großen, parenchymatischen oder collenchymatosen, wie eben gezeigt, Elementen bestehen, auf einem feinzelligen, dickwandigen Gewebe lagern, welches an das die Gefäßbündel umschließende Sclerenchym anstößt (*Briza, Zizania, Milium* u. a. m.). Dieses feinzellige Collenchym ist in den meisten Fällen nichts anderes, als ein zum Zwecke der Biegungsfähigkeit formveränderter Teil des Sclerenchymringes, wie solcher in den Internodien der Blütenäste entwickelt ist.

Die Gruppierung der Sclerenchymelemente und der Gefäßbündel zeigt deutlich, daß außer den durch die Untersuchungen von Schwendener[2]), Moebius[3]), Preuß, Dembski[4]), Heald[5]), u. A. festgestellten Typen für „biegungsfähige Organe“ auch noch anderweitige Konstruktionen als möglicherweise vorhanden anerkannt werden müssen, welche dieselbe Aufgabe haben.

---

[1]) Dembski, l. c. p. 161.

[2]) Schwendener, S., Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. (Sitzber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. XII. 1898.) und die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. (Ibidem. XIV. 1897.)

[3]) l. c.

[4]) Dembski, B., O budowie i mechanizmie ruchow lisci u Marantowatych. (Rozpr. Ak. Um. w Krakowie 1897. cf. Fig. 13 u. 14 t. III.)

[5]) Heald, Contribution to the compar. histol. of pulvini (zitiert nach Dembski).

In der größten Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle erscheint als Bedingung der „Biegungsfähigkeit“ das Verschwinden des vollen Sclerenchymringes[1]) und die Lagerung der Sclerenchym- und Leitelemente auf die eine Seite des Astes in Form einer Plaste oder Hufeisens, auf welchen das von unten durch Collenchym unterstützte Bewegungsgewebe aufliegt. (*Glyceria aquatica, Briza media, Milium effusum, Stipa pennata, Panicum sanguinale, Zizania aquatica, Zea, Mays* u. a.)

In anderen Fällen (*Festuca, Bromus secalinus, Bromus arvensis, Graphephorum* etc.) unterscheidet sich die Gruppierung der Gewebe von der vorerwähnten dadurch, daß die sclerenchymatischen Elemente entweder selbst, oder in Verbindung mit den sclerotischen, einen Cylinder oder aber ein geschlossenes dreikantiges Prisma bilden, auf zwei von dessen Seiten sich das Bewegungsgewebe stützt.

Es versteht sich von selbst, daß, vom Prinzipe der Biegungsfähigkeit ausgehend, der erstere Typus als der zweckentsprechendere anerkannt werden muß, wegen des Aufbaues der „höheren Ordnung“, umsomehr, als gerade er uns ein Beispiel gibt (*Glyceria aquatica*), wo nicht nur im Gelenke die Hälfte, und sogar mehr, des internodialen Sclerenchymringes verschwindet, sondern wo auch die Gefäßbündel ihre „faserigen“ Scheiden auf der Seite des Bewegungpolsters verlieren.

Bei Berücksichtigung des eben Gesagten muß bemerkt werden, daß *Glyceria aquatica* als ein Vertreter der Gramineen anerkannt werden muß, der seine Gelenke im höchsten Grade den Forderungen der Biegungsfähigkeit angepaßt hat.

Die Funktionsfähigkeit der Polster (resp. Gewebe) beruht entweder ausschließlich auf dem Turgor der Zellen, welcher immer mehr und mehr zunimmt zur Zeit der Entfaltung der Achsen, die genau mit der Blütezeit derselben zusammenfällt und deren Lage dann Schritt für Schritt durch den Wachstumsprozeß der Zellen gefertigt wird (wobei mitunter eine vollständige Verholzung ihrer Membrane eintritt); oder aber die Pflanze bringt außer den durch den Turgor hervorgerufenen Kräften auch noch die Schwellungsfähigkeit der Zellmembrane zur Anwendung; — oder endlich, auf ihnen ruht fast ausschließlich die ganze Arbeit dieser oder jener Lagerung der Äste des Blütenstandes im Raume.

In den ersten beiden Fällen findet folglich anfangs unter dem Einflusse der wachsenden Zunahme des Turgors eine ungleichmäßige Ausdehnung der Zellmembrane statt, die natürlich bedingt wird durch die verschiedenartigen Eigenschaften derselben in zwei perpendikular zueinander liegenden Ebenen. Darauf folgt in demselben Sinne Schritt für Schritt auch das Wachstum der Zellen des Bewegungsgewebes, welches sehr häufig auf einer mechanischen Collenchymunterlage ruht. Mit anderen Worten: die Zellen des Bewegungsgewebes vergrößern sich nach allen Richtungen, vorzugsweise aber in der Radialrichtung des Querschnittes des Gelenkes,

---

[1]) Was übrigens vollständig den allgemeinen Bedingungen der Biegungsfähigkeit entspricht. —

d. h. auf demselben Wege, wie dies bei den *Menispermaceae* geschieht.[1]) Eine Ausnahme stellt *Bromus lanuginosus* dar, wo eine besonders starke Vergrößerung in tangentialer Richtung beobachtet wird.

Daß dieses „Streckungswachstum" nur in Ausnahmefällen *(Bromus lanuginosus)* von Zellteilung und Zellvermehrung begleitet zu werden pflegt, wird durch die Abwesenheit von Teilungsfiguren oder von jungen Zellmembranen bewiesen.[2])

Wenn die Wachstumsperiode der Zellen abgeschlossen ist, kann die Funktion des Polsters noch weiter fortdauern, und zwar wiederum infolge des intracellularen Turgors, vorausgesetzt, daß die Elemente des Bewegungsgewebes nicht definitiv die Fähigkeit verloren haben, ihre Membranen ausdehnen zu können.

Die wachsende Zunahme des Turgors, welcher sich um mehrere Atmosphären auch in denjenigen Fällen erhöht, wenn die Hauptrolle an der Spreizungstätigkeit der Achsen der Schwellfähigkeit der Membrane zufällt *(Anthoxantum odoratum)*, verdanken die Polster dem Zutritte der Nitrite und Nitrate in dieselben, welche anfänglich fast ausschließlich im zentralen Markparenchym konzentriert sind. Nur in Ausnahmefällen gelang es mir nicht, diese Turgorogene im Innern der Schwellgewebe zu konstatieren.

Die Bewegungspolster sind entweder nur den Seitenästen $n + 1^n$ Ordnung eigen (*Poa annua, Bromus, Brachypodium, Phragmites, Elymus, Aegilops, Milium, Cinna, Panicum, Zizania* u. a m.), oder es sind auch die Achsen n-Ordnung mit ihnen versehen *(Poa sudetica, Dactylis, Graphephorum, Briza, Holcus* u. a. m.).

Im Laufe der Zeit, nach Beendigung der Blüteperiode, werden die Polster, falls sie nicht verholzen, runzelig und fallen zusammen, wobei ihr Gewebe stellenweise sogar zerreißt und infolgedessen eine Rückbewegung des Astes erfolgt.[3]) Wenn alsdann an der entgegengesetzten Seite des Gelenkes Parenchym vorhanden ist, so kann dasselbe gleichfalls lebhaften Anteil an der Rückwärtsbewegung der Achse nehmen *(Dactylis)*. Bei der Verholzung der Wände der Zellen des Gewebes des Polsters behalten natürlich die Äste des Blütenstandes ihre Lage bei.

In einigen wenigen Fällen besitzen die verzweigten Blütenstände nicht nur überhaupt keine Bewegungsorgane *(Oryza, Setaria, Melica, Alopecurus)*, sondern es verwachsen sogar auf eine gewisse Strecke die Seitenachsen derselben mit der Hauptachse, wie zum Beispiel bei *Alopecurus*.

München-Warschau, 1904—1909.

---

[1]) Rudolph, Karl, l. c. p. 417.

[2]) Dieselbe Erscheinung beobachtete K. Rudolph bei den *Menispermaceae*; er sagt: „Es ist also das Streckungswachstum der Gelenkzellen auch hier und da von Zellteilungen begleitet; eine ausgiebige Zellvermehrung findet aber bei der Nutation nicht statt." l. c. p. 417.

[3]) Daraus geht deutlich hervor, daß die untersuchten Gebilde unbedingt zur Kategorie der Haberlandtschen „lebenden Bewegungsgewebe" gerechnet werden müssen. Sie müssen der III. der von ihm aufgestellten Gruppen zugeteilt werden, welche diejenigen Bewegungen umfaßt, die durch ungleichmäßiges Wachstum oder durch Turgorschwankungen der spezialisierten lebenden Bewegungsgewebe hervorgebracht werden.

6 DEC. 1910

Druckfehler-Berichtigung

zu „Woycicki, Z.: Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen“.

(Bd. XXVI, Abt. I, Heft 2.)

Seite 190; Zeile 11 von unten: lies „schon lange“ statt „mir“.

Seite 190; Zeile 12 von unten: lies „oekologisch und physiologisch“ statt „sehr flüchtig“.

Seite 190; Zeile 2 von unten: lies „gamo“ statt „gammo“.

Seite 192; Zeile 10 von unten: lies „Variation“ statt „Variationsfähigkeit“.

Seite 198 (Fußnote): lies „Pożaryski“ statt „Pozryski“.

Seite 245; Zeile 7 von oben: lies „Wänden“ statt „Elementen“.

Seite 251; Zeile 9 von oben: lies „Valesiaca“ statt „Vallesiaca“.

Seite 280; Abbildung 93: lies „A“ statt „∀“.

Seite 281; Zeile 10 von oben: lies „in den Grenzpartien“ statt „im oberen Teile“.

Seite 293: Unter der Gruppenbezeichnung Avenaceae fehlt der Speziesname „Avena sativa L.“.

Seite 293: Unter der Fig. 108 fehlt die Bemerkung: „fünffache Vergrößerung“.

Seite 297; Zeile 9 von unten: lies „im völlig tätigen Bewegungspolster“ statt „im Bewegungspolster“.

Seite 311; Zeile 5 von unten: lies „Fig. 123, III“ statt „Fig. 123, I“.

Seite 326: Fig. 141 ist ohne Buchstabenbezeichnung; die linke Fig. = A; die rechte = B.

Seite 340; Zeile 22 von oben: lies „n+1“ statt „n+1 n“.

31 JAN. 1911

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVI.
Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.
Heft 3.

1910
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 31. Dezember 1910.

Inhalt.

Seite

Usslepp, Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in den oberirdischen Pflanzenteilen. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . 341—376

Hillmann, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Rosaceenhypanth. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . 377—421

Schweidler, Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. Mit 54 Abbildungen im Text . 422—475

Schmidt, Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter . . . . 476—508

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in den oberirdischen Pflanzenteilen.

Von

Karl Usslepp, Esperstedt.

Mit 9 Abbildungen im Text.

I. Teil.

Historisches.

Über die Funktion der bei höheren Pflanzen weit verbreiteten, als Stärkescheide bezeichneten Zellenschicht sind verschiedene Ansichten geäußert worden, von denen aber bis auf den heutigen Tag keine sich allgemeine Anerkennung zu verschaffen vermocht hat. Einen Beitrag zur Klärung der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Stärkescheide zu bringen, beabsichtigen die nachfolgenden Untersuchungen, die auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Stahl, unternommen wurden.

Den Begriff der Stärkescheide hat Julius Sachs[1]) in die Pflanzenphysiologie eingeführt; zunächst hält er den Inhalt der Stärkescheide für ein Reservematerial, das bei der Ausbildung des Sklerenchyms verwendet werden soll, denn er schreibt p. 188: „Ich glaube aus meinen Untersuchungen entnehmen zu dürfen, daß die in der Stärkescheide transitorisch abgelagerte Stärke das Material zur Verdickung der benachbarten primären Bastzellen hergibt, denn diese fangen erst dann an, sich zu verdicken, wenn der betreffende Teil sich schon gestreckt hat, und erst mit ihrer Vollendung verschwindet die Stärke der Stärkeschicht.“ Bald aber kommt er von dieser Auffassung zurück und schreibt nun der Stärkescheide die Funktion der Stoffleitung[2]) zu; und zwar soll in ihr plastisches, stickstofffreies Material transportiert werden. Zu diesem Schluß glaubt sich Sachs berechtigt infolge des ständigen

---

[1]) Über das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. (Bot. Ztg. 1859.)

[2]) Physiologische Untersuchungen über d. Keimung d. Schminkbohne. 1859.

Vorkommens der genannten Zellenschicht in nächster Umgebung der Gefäßbündel bis zu deren feinsten Endigungen im zarten Blattparenchym. Diese Sachssche Ansicht wurde von namhaften Forschern als richtig angenommen (De Bary, De Vries).

Später wurde die Stärkescheide eingehend von H. Heine[1]) studiert; dieser sucht im ersten Teil seiner Arbeit mittels Ringelungs- und Decapitierungsversuchen nachzuweisen, daß als Leitungsbahn die Stärkescheide gar nicht in Betracht kommen kann. Nach Heine sind auch vom anatomisch-physiologischen Standpunkt die Zellen der Stärkescheide überhaupt nicht dazu geeignet, als Leitungsbahnen zu fungieren, da sie eine zu geringe Längserstreckung besitzen. Diese geringe Längenausdehnung hätte eigentlich auch De Vries dazu veranlassen müssen, an der Richtigkeit der Sachsschen Auffassung zu zweifeln; denn als er die Anatomie seiner sogenannten „Zuckerscheide“ [2]) behandelt, schreibt er: „Und zwar sind ihre Zellen um so enger und um so länger, je näher sie dem Gefäßbündel liegen, dagegen nähern sie sich um so mehr der Kugelform oder der Gestalt eines regelmäßigen Polyeders, je entfernter vom Strange man sie untersucht. Es liegt die Annahme nahe, daß die langen, inneren Zellen für die Leitung des Zuckers schon deshalb geeigneter sein werden als die übrigen, weil ihr Gewebe auf derselben Strecke die geringste Zahl von Querwänden bietet.“ Hätte er die Ansicht von der guten Leitungsfähigkeit der gestreckten Zellen und der geringen Leitfähigkeit kurzer Zellen auf die Zellen der Stärkescheide übertragen, dann wären ihm sicher ernste Zweifel an der Sachsschen Auffassung gekommen.

Vor Heine hatte schon Dehnecke[3]) in seiner Arbeit „Über nichtassimilierende Chlorophyllkörper“ die Leitfähigkeit der Stärkescheide bezweifelt.

Im zweiten Teil seiner Arbeit greift Heine auf die ursprünglichste Sachs'sche Annahme zurück und kommt infolge der beobachteten Lagebeziehung zwischen mechanischem Gewebe und Stärkescheide zu dem Resultat, daß in der Stärke der Scheide ein Reservematerial vorliege, mit der Bestimmung, bei der Ausbildung der Baststränge Verwendung zu finden.

Voll und ganz schließt sich dieser Auffassung Tondera[4]) an und bemüht sich, sie näher zu begründen für die Cucurbitaceen.

In neuester Zeit glaubt nun Haberlandt[5]) in der Stärkescheide das lange gesuchte Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz gefunden zu haben; nach ihm sollen die Zellen der Stärkescheide in erster Linie als Statocysten fungieren und erst in zweiter Linie als Reservestoffmagazine für sich entwickelnde Sklerenchymmassen in Betracht kommen. Aus der Tatsache, daß die Körner der Stärkezellen den jeweilig physikalisch unteren Zellwänden anliegen, prompt dem Zug der Schwerkraft folgen und daß sich Stärke fast ausnahmslos in geotropisch reaktionsfähigen Organen findet — letzteres ist tatsächlich der Fall — leitet Haberlandt seine sogenannte Statolithen-Theorie für oberirdische Stengelorgane ab.

---

[1]) Über die physiologische Funktion der Stärkescheide. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1885.)

[2]) Wachstumsgeschichte der Zuckerrübe. (Landw. Jahrb. 1879. p. 448.)

[3]) Diss. Bonn 1880.

[4]) Beiträge zur Kenntnis des funktionellen Wertes der Stärkescheide. (Anz. d. Acad. d. Wissensch. in Krakau. 1904. p. 512 ff.)

[5]) Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900.

Fast gleichzeitig hat Nemec[1]) für die Wurzel die Columella der Wurzelspitze — auch ihre Zellen enthalten meist leicht bewegliche Stärkekörner — als Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz aufgestellt.

Das Verhalten der Stärkekörner gegenüber der Schwerkraft hatten aber früher schon Heine, Dehnecke, Sachs und eigentlich auch schon Nägeli[2]) konstatiert; bei letzterem lesen wir in seiner grundlegenden Arbeit über „Die Stärkekörner“: „Wenn die Stärkekörner nur einen Teil des Lumens einnehmen und nicht durch Adhäsion an dem wandständigen Protoplasma festkleben, so scheinen sie zerstreut durch die Zellhöhlen vorzukommen. Eine solche Lage ist indes nur möglich, wenn sie von festen Substanzen in ihrer freien Lage erhalten werden. Enthält das Lumen nur wässerige Zellflüssigkeit, so müssen sie vermöge ihres großen spezifischen Gewichtes auf der unteren Fläche der Zelle sich ansammeln.“ Allerdings redet Nägeli hier nicht von der Stärkescheide, letztere scheint ihm noch nicht als einheitliche Schicht aufgefallen zu sein.

Diese Nemec-Haberlandt'sche Statolithen-Theorie hat die Diskussion über die physiologische Funktion der Stärkescheide wieder eröffnet und eine umfangreiche Literatur veranlaßt. Es sind viele Einwände und zwar zum Teil schwerwiegende gegen sie erhoben worden, die vollständig zu entkräften die Begründer der Theorie nicht immer in der Lage gewesen sind. Ohne im einzelnen auf die Experimente, die zur Stütze der Statolithen-Theorie angestellt wurden, einzugehen — da sie bezüglich ihrer Beweiskraft schon häufig diskutiert worden sind — möchte ich hier nur folgendes bemerken.

Wenn wirklich die Perception des Schwerkraftreizes die primäre Funktion der Stärkescheide sein sollte, dann brauchte sie nicht die Ausdehnung zu besitzen, die sie in Wirklichkeit hat, weder auf dem Längsschnitt noch auf dem Querschnitt. Die große Längenausdehnung wäre überflüssig, da die geotropische Krümmung bekanntlich nur in der noch wachstumsfähigen Zone stattfindet; ebenso die Ausdehnung auf dem Querschnitt, ich denke hier besonders an jene Gewächse, bei denen auf dem Querschnitt eine Gesamtstärkescheide mit Einzelscheiden kombiniert vorkommt, und ferner an solche, die eine mehrschichtige Stärkescheide haben (Filamente der geotropisch krümmungsfähigen Staubblätter mancher Pflanzen). Es wäre das eine Materialverschwendung, die wir der Pflanze nicht zutrauen.

In seiner Physiologischen Pflanzen-Anatomie (III. Aufl.) sagt Haberlandt p. 532: „Die Stärkescheide tritt in typischer Ausbildung, das heißt mit normalem Stärkegehalt nur in den in Längenwachstum begriffenen, geotropisch reizbaren und krümmungsfähigen Stengelteilen auf. In vollständig ausgewachsenen, geotropisch nicht mehr krümmungsfähigen Stengelzonen ist die Stärkescheide in der Regel entleert, die Stärkekörner sind aufgelöst und zur Ausbildung der Nachbargewebe verwendet worden." Das trifft durchaus nicht immer zu; bei *Impatiens glanduligera* z. B. findet man noch in sehr alten Stengelteilen, und zwar in den Internodien (die geotropische Krümmung erfolgt bekanntlich in den Knoten) eine wohlausgebildete Stärkescheide mit normalem Stärkegehalt, und die Stärkekörner folgen auch noch exakt dem Zug der Schwerkraft. Dieselbe Tatsache läßt sich an den Internodien von *Tradescantia virginica,* an dem Blütenschaft von *Borago officinalis* und an anderen nicht mehr krümmungsfähigen Stengelorganen verschiedener Pflanzen konstatieren. Allerdings ist schon darauf aufmerksam gemacht worden, daß das Protoplasma seine Reizbarkeit verloren haben könnte; es wäre also die Statocyste einer wesentlichen Eigenschaft beraubt, infolgedessen nicht mehr perceptionsfähig.

---

[1]) Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XVIII. 1900.)

[2]) Die Stärkekörner. 1858. p. 396.

Haberlandt hat versucht, seine Theorie auf sicherer experimenteller Basis aufzubauen; er untersuchte zu diesem Zweck *Tradescantia virginica* genauer und fand, daß die Stärkekörner der Scheide bedeutend größer sind als diejenigen der Rinde und des Markes, und daß sie exakt dem Zug der Schwerkraft folgen, während sie in den Markzellen regellos im Zelllumen verteilt sind. Durch seine Figur 234 in der Physiologischen Pflanzen-Anatomie (III. Aufl.) stellt Haberlandt aber nur den ersten Zellenzug von der Stärkescheide nach innen zu dar; vervollständigt man diese Figur, so findet man die merkwürdige Tatsache, daß weiter nach dem Zentrum zu die Stärkekörner wieder größer werden, daß sie ebenfalls den jeweilig physikalisch unteren Zellwänden anliegen und dem Zug der Schwerkraft schnell folgen. In seiner ersten Arbeit „Über die Perception des geotropischen Reizes"¹) nimmt Haberlandt auf diese Verhältnisse Rücksicht, scheint ihnen aber nur wenig Bedeutung beizumessen. Ich habe deshalb als Ergänzung zu obengenannter Figur einen medianen Längsschnitt, und zwar aus dem Mark von *Tradescantia virginica* gezeichnet (Fig. 1); man sieht zu beiden Seiten des schraffierten Gefäßbündels Stärkezellen, deren Körner dem Zug der Schwerkraft (die in der Pfeilrichtung gewirkt hat) gefolgt sind; diese markständigen Stärkezellen sind zwar etwas reichlicher mit Körnern gefüllt, letztere stehen jedoch an Größe denen der Stärkescheide nicht nach.

Was die Wurzelhaube als Statolithenorgan betrifft, so möchte ich nur kurz bemerken, daß die Empfindlichkeit der Wurzelspitze nicht auf die Haube beschränkt ist, wie die Untersuchungen Czapeks und Newcombes ergeben haben; nach letzterem ist die reizempfindliche Zone bei Wurzeln von *Vicia Faba* und *Cucurbita pepo* über 4 mm lang, während doch die Haube bei *Vicia Faba* z. B. nur 0,5—0,7 mm Länge umfaßt.

---

¹) Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900. p. 264 u 270.

Zur endgültigen Entscheidung über den Wert der Statolithen-Theorie ist es notwendig, wie dies schon in der Diskussion hervorgehoben worden ist, eine Methode zu ersinnen, mittels deren es gelingt, die Stärkescheide zur Abgabe ihres Inhaltes zu zwingen, ohne dabei die Pflanze gar zu empfindlich zu schädigen durch Resektion oder Aushungern. Diese Möglichkeit, die lange Zeit ausgeschlossen schien, hat uns jetzt M. Fluri[1]) gegeben. Fluri hat nämlich gefunden, daß gewisse Aluminiumsalze (Al-sulfat, -nitrat, -bichromat, -chlorid), sowie Yttriumnitrat und Lanthannitrat in geringen Konzentrationen niedere Pflanzen zur Entleerung ihres Stärkegehaltes veranlassen. Er experimentierte mit *Spirogyra, Elodea canadensis* und *Lemna trisulca*; wenn er Spirogyrafäden im Winter bei diffusem Licht in 0,01 % ige Aluminiumsulfatlösung brachte, trat binnen kurzer Zeit (3 Tagen) ein vollständiges Verschwinden oder doch eine sehr deutliche Abnahme der Stärke ein. Im Sommer bei höherer Temperatur genügten noch geringere Konzentrationen, nämlich 0,005 %. Bei den Entstärkungsversuchen mit *Lemna* wurden dieselben Konzentrationen wie bei *Spirogyra* ver-

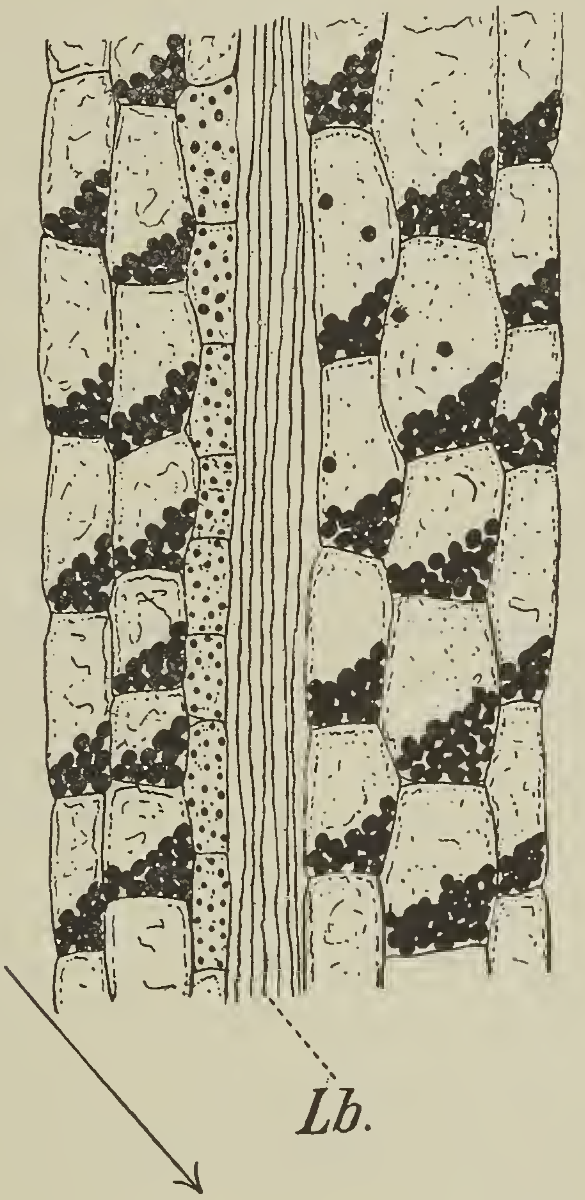


Fig. 1. *Tradescantia virginica*, medianer Längsschnitt aus dem Mark. Pfeil = Schwerkraftrichtung. *Lb.* = markständiges Leitbündel.

---

[1]) Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. 1908. Bd. 99. p. 81 ff.)

wendet, für *Elodea* hingegen waren stärkere Lösungen notwendig. Als Ursachen der Entstärkung kommen nach Fluris Ansicht folgende beiden Faktoren in Betracht: 1) Erhöhung der Wirksamkeit der Diastase — eine solche kann nach Effrants Untersuchungen durch Aluminiumsalze hervorgerufen werden — und 2) die durch das Aluminium verursachte Permeabilität des Protoplasmas.

Fluri ist geneigt, den zweiten Faktor als die hauptsächlichste und wahrscheinlichste Ursache anzusehen; er nimmt an, daß der bei der Assimilation — diese wird unter dem Einfluß der Aluminiumsalze wohl etwas beschränkt, aber nicht sistiert — gebildete Zucker infolge der entstandenen Permeabilität aus den Zellen ausgewaschen und durch das umgebende Wasser weggespült wird, so daß es gar nicht mehr zur Ablagerung von Stärke kommt; die bereits gebildete Stärke aber soll infolge der raschen Ableitung des Zuckers schneller und vollständiger gelöst werden.

Ein dritter Faktor, der bei der Entstärkung eine Rolle spielen könnte, ist nach Kniep¹) in einer möglichen Steigerung der Atmungsintensität zu erblicken, da, wie schon lange bekannt, viele Metallsalze, z. B. Al-sulfat, in schwachen Konzentrationen anreizend auf die Atmung wirken.

Ist somit die Entstärkung in ihren Ursachen durchaus noch nicht erklärt, so steht doch die Tatsache der Entstärkung als solche fest und es liegt nahe, die Flurische Methode auch bei höheren Pflanzen anzuwenden, um durch sie eventuell die Stärkescheide zu veranlassen, ihren sonst so zäh festgehaltenen Inhalt freizugeben. Allerdings liegen hier die Verhältnisse ganz anders als bei den Objekten, mit denen Fluri experimentierte, denn der Zucker kann nicht durch Wasser aufgenommen werden, er kann im Gegenteil, wenn er die nötige Konzentration erreicht, die Wirksamkeit der Aluminiumsalze annullieren, da er antagonistisch gegen sie wirkt.²) Der Zucker muß also irgendwie entfernt werden; um seine Ableitung zu ermöglichen, kann man folgendermaßen verfahren: Man kultiviert die Versuchsobjekte dunkel oder in CO_2-freier Atmosphäre, bis das ganze Reservematerial aus Mark- und Rindenparenchym verschwunden ist — gut tut man, den verwendeten Keimlingen das Nährgewebe wegzuschneiden —, also bis die Nahrung sehr knapp wird; gewöhnlich ist dann nur noch in den Zellen der Stärkescheide Stärke vorhanden; nun stellt man die abgeschnittenen Keimlinge mit frischer Schnittfläche in die Aluminiumsalzlösung, beläßt sie natürlich im Dunkeln. Der jetzt aus den Stärkezellen austretende Zucker wird von den Zellen des Nachbargewebes sofort aufgenommen, da dieselben vollkommen von Nährstoffen entblößt sind.

Einige solche Versuche habe ich angestellt mit Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba maior*; diese Versuche zeigten mir tatsächlich, daß in den Aluminiumlösungen die Ent-

---

¹) Referat über die Flurische Arbeit. (Zeitschrift f. Botanik. 1909. Jahrg. 1. Heft 3.)

²) Fluri, p. 96 ff.

leerung der Stärkescheide schneller fortschreitet als in Leitungswasser, wie man aus folgenden Tabellen ersieht:

Tabelle I.

	ausgesät am	stkfr.[1]) außer Stärkescheide	in 0,02 $\%$ iges $Al_2(SO_4)_3$ gest. am	fast vollk. stärkefrei
Vicia Faba	23. XI. 08	7. XII. 08	7. XII. 08	15. XII. 08
Phas. mult.	23. XI. 08	9. XII. 08	9. XII. 08	18. XII. 08

Tabelle II.

	ausgesät am	stkfr. außer Stärkescheide	in Leitungswasser gest.	fast vollk. stärkefrei
Vicia Faba	23. 11. 08	7. XII. 08	7. XII. 08	22. XII. 08
Phas. multifl.	23. 11. 08	9. XII. 08	9. XII. 08	28. XII. 08

In einer anderen Versuchsreihe wurden die Keimlinge nicht abgeschnitten, sondern in Knopscher[2]) Nährlösung bei Lichtabschluß kultiviert, der ein gewisser Prozentsatz Aluminiumsalz zugesetzt war. Zu diesen Versuchen verwendete ich *Ricinus communis* und *Vicia Faba*; auf 225 ccm Nährlösung setzte ich 100 ccm 0,25 $\%$ iges Aluminiumnitrat zu. Wieder beobachtete ich eine schnellere Entleerung der Stärkescheide — auch bei diesen Versuchen ist das Nährgewebe entfernt worden — als in den Parallelkulturen ohne Aluminiumzusatz; außerdem zeigten die mit Aluminium behandelten Keimlinge ein gesteigertes Wachstum. Die Wachstumssteigerung ist natürlich nur zu Beginn des Versuches zu beobachten, nach und nach kommen die Exemplare, die in reiner Nährlösung stehen, denen an Größe gleich, die einen Zusatz von Aluminium erhalten haben, da ja beiden dieselbe Menge Reservematerial zur Verfügung steht.

Auf diese Weise wird es vielleicht gelingen, Keimlinge zu züchten, die vollständig frei von Stärke, aber trotzdem nicht dem Hungertode nahe sind. An solchen Objekten läßt sich dann die Statolithentheorie erproben, vorausgesetzt, daß durch das Aluminium nicht auch die reizempfindlichen Strukturen des Protoplasmas zerstört werden.

Formen, Anatomie und Verbreitung der Stärkescheide.

Ich gebe in diesem Kapitel eine ausführliche Zusammenstellung der von mir untersuchten Pflanzen, trotzdem in der Literatur schon diesbezügliche Angaben zu finden sind. Eine Zusammenstellung meines Materials schien mir deshalb nicht überflüssig, weil die allgemeine Verbreitung der Stärkescheide doch noch oft bestritten wird; bestritten aber wird die allgemeine Verbreitung deshalb, weil die fragliche Zellschicht häufig anatomisch nicht streng charakterisiert ist, sie erscheint nämlich zuweilen einschichtig, zuweilen aber auch mehrschichtig. Für meine Auffassung von der Bedeutung der Stärkescheide ist es, wie ich hier im voraus bemerke, gleichgiltig, ob sie in anatomischer Hinsicht vom Nachbargewebe so scharf unterschieden ist oder nicht.

---

[1]) Stkfr. = stärkefrei.

[2]) Auf 1 Liter aqua dest. 1 g $Ca(NO_3)_2$; 0,25 g $MgSO_4$; 0,25 g KCl; 0,25 g KH_2PO_4 + einige Tropfen $FeCl_3$.

Im ausgewachsenen Stengel und Blattstiel tritt uns die Stärkescheide in zwei Hauptformen entgegen, nämlich als geschlossene und unterbrochene Scheide. Der Typus der geschlossenen Stärkescheide zerfällt seinerseits wieder in die geschlossene Gesamtscheide und die geschlossene Einzelscheide.

Die geschlossene Gesamtscheide findet sich in den Stengelorganen der überwiegenden Mehrzahl von Pflanzen, die überhaupt eine Stärkescheide ausbilden; ich führe folgende Beispiele an:

Monokotylen: *Alisma natans; Funkia Sieboldiana* und *ovata, Polygonatum multiflorum, Hyacinthus candicans; Gymnadenia conopea.*

Dikotylen: *Rheum undulatum, Rumex scutatus, Polygonum Fagopyrum; Amarantus blitum, Chenopodium bonus* Henricus, *Spinacia oleracea; Allionia nyctagynea; Ranunculus lanuginosus; Thlaspi arvense, Lunaria rediviva; Saxifraga peltata, Tellima grandiflora, Tiarella cordifolia; Tropaeolum majus; Linum flavum* u. *usitatissimum; Ricinus communis* (auch Blattstiel); *Impatiens glanduligera, amphorata* und *Sultani; Kitaibelia vitifolia, Sida dioica; Gaura biennis; Aralia hispida; Anchusa italica, Borago officinalis; Lophanthus chinensis, Mentha silvestris, Phlomis tuberosa; Datura Tatula, Physalis peruviana; Scrophularia nodosa; Rubia tinctorum; Cucurbita pepo; Alfredia cernua, Calendula officinalis, Carduus crispus, Centauridium Drummondii, Helianthus salicifolius, Sylphium perfoliatum.*

Die geschlossene Einzelscheide findet sich meist in den Blattstielen, z. B. *Brassica oleracea, Cochlearia armoracia, Crambe cordifolia; Inula Helenium, Telekia speciosissima.*

Es gibt aber auch Pflanzen, in denen die geschlossene Gesamtscheide mit der geschlossenen Einzelscheide kombiniert auftritt, z. B. *Cirsium oleraceum* (Blütenschaft); *Vicia Faba* (Blütenschaft), *Pisum sativum, Lens esculenta; Dipteracanthus strictus* (Blattstiel) und solche, bei denen sich innere und äußere Gesamtscheide vereinigt haben, z. B. in den Knoten von *Geranium pratense* (Scheide mehrschichtig) und bei gewissen Equiseten mit doppelter geschlossener Schutzscheide, denn die Zellen der letzteren enthalten nach Pfitzer[1]) sehr häufig Stärke.

Die unterbrochene Stärkescheide kommt vor als sogenannte Stärkesichel oder besser Stärkekappe und als Stärkeleiste. Die

---

[1]) Pringsh. Jahrb. Bd. VI.

Stärkekappe legt sich gewöhnlich an den Bastteil der Gefäßbündel, so z. B. bei *Rumex Patientia; Corydalis nobilis* (Blütenschaft); *Begonia Rajah* und *imperialis* (Blütenschaft); *Anthriscus silvestris, Dorema ammoniacum, Heracleum villosum, Xanthogalum purpurascens; Menyanthes trifoliata* (Blütenschaft); die Stärkekappe kann aber auch auf der Innenseite der Gefäßbündel lokalisiert sein, z. B. in den Knoten von *Sorghum halepense, Melica altissima* und überhaupt bei den meisten Gräsern; endlich finden sich auch beiderseitige Stärkekappen, z. B. bei *Centaurea pulchella.*[1])

Die Stärkeleisten verlaufen als schmale, einschichtige, radialgestellte Bänder beiderseits an den Flanken der Gefäßbündel, z. B. bei *Canna iridiflora; Ranunculus acer; Fumaria officinalis.*

Schließlich trifft man noch den Fall, daß der zentrale Leitbündelkomplex von einer Stärkekappe auf der Bastseite begleitet ist und die rindenständigen Gefäßbündel eine geschlossene Einzelscheide besitzen, z. B. *Verbascum Thapsus* (Blattstiel).

Die geschlossene Gesamtscheide findet sich meist bei Pflanzen, die relativ schmale Markstrahlen haben; es gibt aber eine ganze Menge Ausnahmen, nämlich Gewächse, die bei sehr breiten Markstrahlen dennoch eine geschlossene Gesamtscheide aufweisen, z. B. *Impatiens glanduligera* und *Sultani; Borago officinalis; Cucurbita pepo; Spinacia oleracea* u. a. m.

In typischer Ausbildung treffen wir die Stärkescheide als einschichtige Zelllage, jedoch finden wir auch zwei- und mehrschichtige, wie dies schon erwähnt wurde; vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet, sind, wie wir sehen werden, ein- und mehrschichtige Stärkescheiden aber vollkommen gleichwertig, dies sei H. Müller gegenüber hervorgehoben.

In Bezug auf die anatomischen Merkmale der Zellen der Stärkescheide muß ich auf die Arbeiten von Sachs, De Vries und Heine verweisen; Sachs[2]) sagt: „Immer sind sie (die Zellen der Stärkescheide) kleiner als die des angrenzenden Rindenparenchyms;“ das ist nur bis zu einem gewissen Grade richtig; denn man findet ziemlich häufig Pflanzen, bei denen auf dem Querschnitt die Zellen der Stärkescheide durchaus nicht kleiner sind als die des angrenzenden Rindenparenchyms, z. B. bei *Gaura biennis, Polygonum Fagopyrum, Lactuca scariola, Euphorbia Lathyris, Cucurbita pepo* u. a. m. Man kann am nicht mit Jod behandelten Präparat bei diesen Pflanzen die Stärkescheide nicht ohne weiteres erkennen, da sich ihre Zellen durch nichts von denen des Rindenparenchyms unterscheiden, es sei denn durch den intercellularlosen Anschluß an das Gewebe des Zentralzylinders. Aber auch letzteres Charakteristikum ist nicht durchgreifend; es machen z. B. *Dipteracanthus strictus* und *Helianthus salicifolius* Ausnahmen, denn bei beiden finden sich kleine Interzellularen zwischen den Zellen der

---

[1]) Wo keine Anmerkung in Klammern beigefügt, ist in diesem Abschnitt immer der Blattstiel gemeint.

[2]) Über die Stoffe, welche das Material zum Wachstum der Zellhäute liefern. (Pringsh. Jahrb. Bd. III. p. 196.)

Stärkescheide und denen des Zentralzylinders. Strasburger[1]) gibt dasselbe für *Aris tolochia* Sipho an. Bei dieser sollen in ganz jugendlichen Stadien die Zellen der Stärkescheide sogar untereinander Interzellularen bilden.

Endlich gibt es auch Pflanzen, bei denen auf dem Querschnitt die Zellen der Stärkescheide größer sind als die des Rindenparenchyms, z. B. *Allionia nyctagynea, Tellima grandiflora* u. a. m.

Häufig hebt sich die Stärkescheide vom Rindenparenchym außer durch ihren regelmäßigen Bau sehr deutlich durch ihre Armut an Chlorophyllkörnern ab, welch letztere in den Zellen des Rindenparenchyms sehr reichlich vorhanden sind. *Mentha silvestris, Tropaeolum majus* und besonders *Thymus serpyllum* und *Lactuca scariola* lassen dieses Kennzeichen deutlich hervortreten.

Sachs[2]) identifizierte bekanntlich die Stärkescheide mit der Endodermis; trotz der gegenteiligen Angaben De Barys[3]) (dieser spricht allerdings auch von einer „Annäherung zwischen Stärkescheide und Endodermis") und Heines hielt er an seiner Auffassung fest, denn in seinen „Gesammelten Abhandlungen" gibt er 1892 dem Kapitel „Über das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen" folgenden Zusatz: „Es ist kaum nötig zu sagen, daß die von mir vor 30 Jahren als stärkeführende Schicht bezeichnete Zelllage der jetzigen Endodermis entspricht." In derselben Abhandlung redet er von einer Varietät der Zellhäute der Stärkescheide gegenüber den Zellhäuten des Rindenparenchyms. Die Zellhäute der Stärkescheide sollen der Einwirkung konzentrierter Schwefelsäure noch lange widerstehen, wenn die Zellhäute der Rindenzellen bereits gelöst sind; dieses letztere Verhalten habe ich nicht konstatieren können, denn in weitaus den meisten Fällen bestehen die Zellwände der Stärkescheide aus Zellulose, werden also von konzentrierter $H_2 SO_4$ gelöst. De Bary und Heine vermissen bei den Stärkescheidezellen die Zellwandverdickungen, wie sie für die Wurzel-Endodermis so charakteristisch sind; H. Müller[4]), der ebenfalls auf die Frage nach der Verwandtschaft von Stärkescheide und Endodermis zu sprechen kommt, konnte nicht zu einem endgültigen Resultat gelangen.

Wenn man unter dem Begriff „Endodermis" nur die innerste Zelllage der Rinde versteht ohne irgend welche charakteristische Wandstruktur, dann hat die Sachssche Auffassung für Pflanzen mit einer typischen, geschlossenen, einschichtigen Stärkescheide — an diese hat Sachs wohl auch nur gedacht — Berechtigung. Hält man jedoch an der ursprünglichen Definition der Endodermis fest, dann sind beide Zellschichten für die größte Mehrzahl der Pflanzen nicht zu identifizieren, infolge des Mangels an Wandverdickungen bei den Stärkescheidezellen; beim Übergang der Wurzel in den Stengel — der stets innerhalb des hypokotylen Gliedes sich vollzieht — verliert die echte Endodermis ihre charakteristischen Merkmale.

---

[1]) Die Leitungsbahnen der Pflanzen. 1891. p. 264.

[2]) Physiologische Untersuchungen üb. d. Keimung d. Schminkbohne. 1859.

[3]) Vgl. Anat. p. 431.

[4]) Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. (Bot. Ztg. 1906. Heft II. p. 74 ff.)

Es gibt in den oberirdischen Stengelorganen nur sehr wenig Stärkescheiden, die gleichzeitig als echte Endodermis ausgebildet sind; mir sind im Laufe meiner Untersuchungen nur zwei solche Fälle begegnet, nämlich *Helianthus salicifolius* und eine *Chrysanthemum species.* Ein Blütenschaft der erstgenannten Pflanze, der zur Demonstration des Verhaltens des Inhaltes der Stärkescheide während der Sklerenchymentwicklung im Juli gesammelt und in Alkohol konserviert worden war, zeigte bei der Untersuchung auf dem Querschnitt einen braunen, über die Zellen der Stärkescheide hinwegziehenden Streifen. Bei dem Versuch, die Natur dieses Streifens aufzuklären, stellte sich heraus, daß die radialen Längswände der Stärkescheidezellen partiell verdickt sind; diese Verdickung erscheint als ein dunkler Punkt auf den radialen Wänden. Zwischen den Verdickungsstellen ist, parallel den Tangentialwänden, ein Protoplasmaschlauch ausgespannt; bei der eingetretenen Plasmolyse ist nämlich das Plasma an den genannten dunklen Punkten haften geblieben, wodurch der auffällige braune Streifen zustande gekommen ist. Bei Behandlung des Schnittes mit Phloroglucin-Salzsäure tritt Rötung des Punktes ein, mit Methylgrün färbt er sich grün; läßt man konzentrierte Schwefelsäure auf das Präparat einwirken, bleiben die Punkte erhalten, während das angrenzende Gewebe schnell aufgelöst wird. Aus diesen Reaktionen geht hervor, daß wir wahrscheinlich eine Partialverkorkung der radialen Längswände vor uns haben. Das Präparat gewährt also dasselbe Bild, wie es Pfitzer¹) für die Schutzscheide der Equiseten gibt.

Nach L. Peters²) zeigt *Helianthus annuus* dieselben Verhältnisse; auch bei *Lactuca scariola* und *Alfredia cernua* habe ich eine Auszeichnung der Zellwände der Stärkescheide konstatieren können; bei ihnen tritt nämlich eine Verholzung ein, ein Prozeß, den die Zellen des Rindenparenchyms derselben Stengelregion nicht erleiden.

Wenn die typische, geschlossene, einschichtige Gesamtstärkescheide zuweilen als Gesamtendodermis ausgebildet sein kann, so findet man auch die einschichtige Einzelstärkescheide manchmal als Einzelendodermis charakterisiert, aber sehr selten. Ich habe nur einen Fall kennen gelernt, nämlich *Menyanthes trifoliata.* Im Blütenschaft dieser Wasserpflanze sind die Gefäßbündel im Kreis angeordnet, zwischen sich ziemlich breiten Markstrahlen Raum gewährend; jedes Bündel besitzt eine äußere Stärkekappe, deren Zellen auf dem Querschnitt die bekannten Casparyschen Punkte zeigen, da ihre Längswände partiell verkorkt sind. Die so charakterisierte Zelllage umschließt aber nicht das ganze Gefäßbündel,

---

¹) Pringsh. Jahrb. Bd. VI.

²) Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Hel. annuus* u. *Polygonum cuspidatum.* Diss. Rostock 1897.

wie De Bary[1]) angibt, sondern reicht nur soweit wie die Stärkekappe. (S. Fig. 2.)

Was die Verbreitung der Stärkescheide anbetrifft, so gibt es nur relativ wenig höhere Pflanzen, die keine solche mehr oder minder scharf charakterisierte Zellschicht aufweisen; nach A. Nestler[2]) fehlt sie den Blattstielen fast aller Formen der Gattung Helleborus; nur *Helleborus niger* (var. *altifolius* und *minor*) und die subsp. *Helleborus macranthus* besitzen eine Stärkekappe. Bereits J. C. Schoute[3]) und Haberlandt[4]) treten den Angaben H. Fischers[5]) entgegen, der unter 100 untersuchten Pflanzen nur 12 mit einer gut ausgebildeten einschichtigen Stärkescheide ausgestattet findet, während die übrigen 88 keine solche Schicht haben sollen. Haberlandt führt 17 Pflanzen an, die bei Fischer als keine Stärkescheide enthaltend bezeichnet sind, aber nach seinen Befunden doch eine besitzen; Haberlandt nimmt an, daß Fischer zu alte

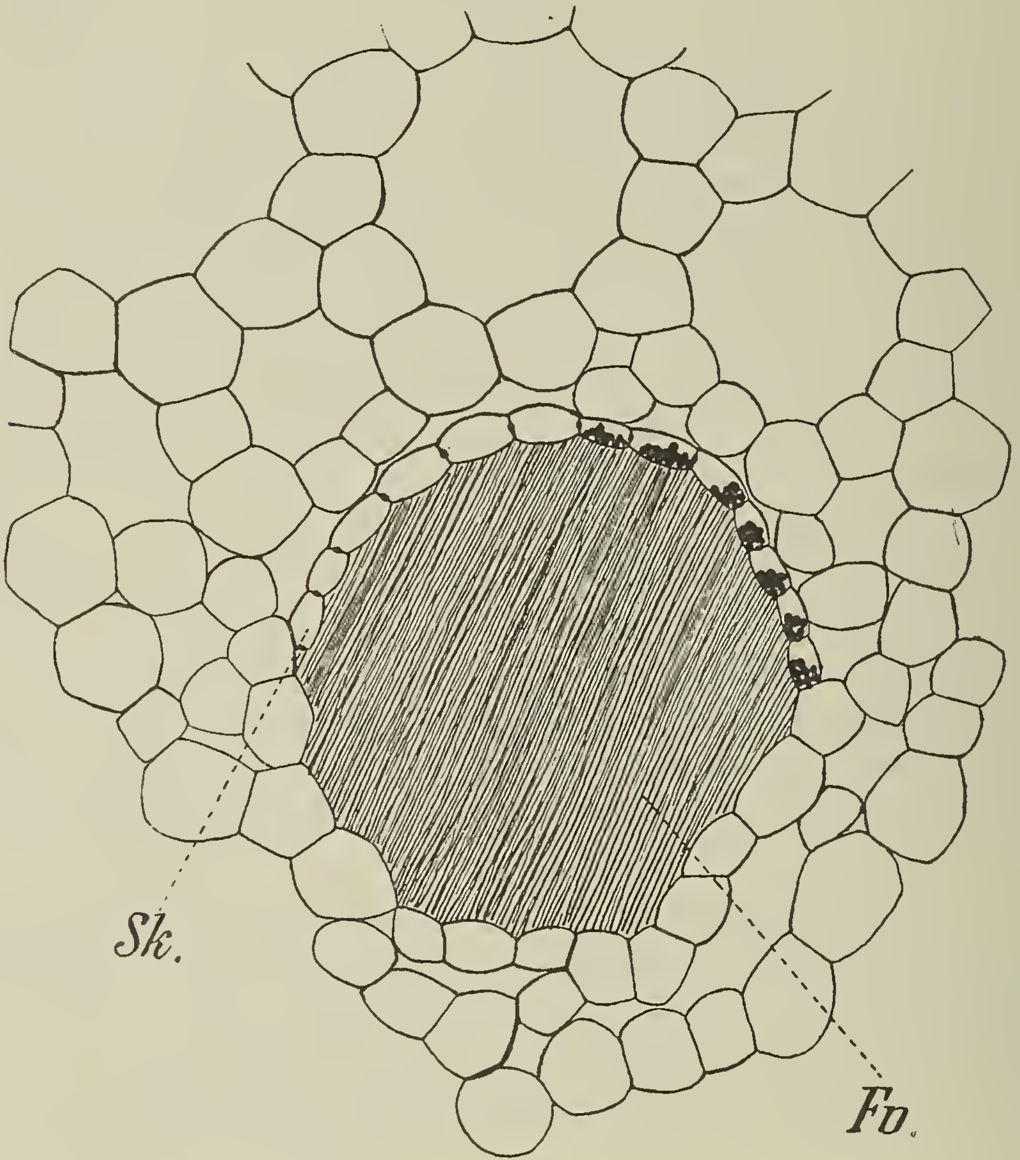


Fig. 2. *Menyanthes trifoliata.* Stengelquerschnitt; Stärkekappe Casparysche Punkte zeigend.
Sk. = Stärkekappe. *Fv.* = Fibrovasalstrang.

---

[1]) Vergl. Anat. p. 129.

[2]) Der anatomische Bau der Laubblätter der Helleboreen. (Nova Acta d. Kaiserl. Leop.-Carol. deutsch. Acad. d. Naturf. Bd. 61.)

[3]) Stelär-Theorie. 1903.

[4]) Zur Statolithen-Theorie d. Geotropismus. (Pringsh. Jahrb. Bd. 38.)

[5]) Der Pericykel in den freien Stengelorganen. (Pringsh. Jahrb. Bd. 35.)

Stengelteile untersucht hat, die ihre Stärkescheide schon entleert haben; diese Erklärung reicht aber nicht vollkommen hin, denn einige Pflanzen, die ich einer Nachprüfung unterzogen habe, entleeren ihre Stärkescheide relativ spät, so z. B. *Lactuca scariola* und *Helianthus tuberosus;* bei letzterer umfaßt die Stärkescheide eine Region von 30 cm Länge und darüber, vom Hauptvegetationspunkte nach abwärts gerechnet. Ich führe neben den beiden schon genannten noch folgende Pflanzen an, die nach meinen Untersuchungen eine Stärkescheide aufweisen, von Fischer aber als stärkescheidenfrei hingestellt sind: *Brunella grandiflora, Thymus serpyllum; Centaurea nigra* und *cyanus, Solidago virga aurea, Cichorium intybus; Anagallis arvensis, Scabiosa columbaria; Astrantia maior; Phlox Drummondii; Ligustrum vulgare.* Das ganze Material nachzuprüfen, war mir leider nicht möglich, ich glaube aber sicher, daß von den 88 Gewächsen, die nach Fischer keine Stärkescheide haben sollen, nicht sehr viele übrig bleiben, die wirklich einer solchen entbehren.

Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Formen der Stärkescheide.

Wollen wir die Bedeutung der Stärkescheide für das Leben der Pflanze richtig verstehen und würdigen, dann dürfen wir nicht allein das fertige Gebilde studieren, sondern wir müssen auch seine Entwicklungsgeschichte berücksichtigen. Das Resultat der vergleichenden Untersuchungen der ausgebildeten und der sich entwickelnden Formen antizipierend, kann ich folgenden Satz aussprechen: „Die Formen des zweiten Typus (unterbrochene Stärkescheide) sind von den Formen des ersten Typus (geschlossene Stärkescheide) abzuleiten.“ Die Richtigkeit dieses Satzes wollen wir durch eine ganze Reihe von Beispielen beweisen.

Bei den Gräsern wird die später mehrschichtige Stärkekappe als ein geschlossener, einschichtiger Ring um die peripherischen Gefäßbündel herum (jedes einzelne Bündel besitzt einen solchen Ring) angelegt. Sehr frühzeitig tritt eine umfangreiche Sklerenchymentwicklung auf der Außenseite der Leitbündel ein, durch welchen Prozeß der Grasknoten jene erstaunliche Festigkeit und Widerstandsfähigkeit erlangt, die ihn auszeichnet und welche die Leitungsbahnen fast vollkommen sicher vor jeder mechanischen Verwundung bewahrt; infolge dieser Entwicklung bleibt nur eine Stärkekappe auf der Innenseite der Gefäßbündel erhalten. Diese Tatsache habe ich konstatieren können bei *Sorghum halepense, Zea Mais, Panicum miliaceum* und *Melica altissima.*

Bei *Canna iridiflora,* die im ausgewachsenen Stengel auf jeder Seite der Gefäßbündel einen Stärkeleisten besitzt, ist die Entwicklung die gleiche; denn machen wir durch einen jugendlichen Knoten dieser Pflanze einen Querschnitt, so tritt uns um jedes Gefäßbündel herum ein geschlossener Stärkering entgegen, dessen Inhalt ebenfalls bei der frühzeitigen Entwicklung des Festigungsgewebes fast ganz entleert wird, es bleiben nur die genannten

Leisten an den Flanken der Gefäßbündel aus zwei bis drei Zellen bestehend übrig; ähnlich bei *Ranunculus acer.* Nach Haberlandt[1]) sieht man auf dem Querschnitt 2—3 Stärkezellen, häufig auch nur eine auf beiden Seiten des Gefäßbündels; ein Blick auf einen Querschnitt durch einen jugendlichen Blattstiel zeigt uns wiederum eine geschlossene Einzelscheide. *Fumaria officinalis* enthält in jugendlichen Stadien Stärkekappen, die das Gefäßbündel bis zu Dreiviertel umfassen, im Alter finden wir Stärkeleisten an den Flanken der Gefäßbündel.

Bei *Allium cepa* findet man in 2—3 cm langen Blättern auf der Phloemseite der Gefäßbündel eine Stärkekappe; bei der Keimung jedoch bildet Sachs[2]) alle Zellen um das Gefäßbündel herum als stärkeenthaltend ab.

Die Zuckerrübe hat in der Jugend nach De Vries[3]) eine Gesamtstärkekappe, die dem Bastteil der Gefäßbündel anliegt und auch die breiten Markstrahlen überbrückt; später weisen die einzelnen Gefäßbündel meist eine eigene gesonderte Stärkekappe auf.

Endlich will ich noch *Papaver orientale* erwähnen; nach Haberlandt[4]) hat diese Pflanze keine Stärkescheide, sondern nur in den Zellen des Grundparenchyms zwischen den Gefäßbündeln große leichtbewegliche Stärkekörner; nach Schröder[5]) weist *Papaver orientale* in der Jugend doch auch eine Stärkescheide auf, wir lesen bei ihm: „Denn es scheint mir wenigstens in den jüngeren Teilen des Blütenstieles die Anordnung der Stärkezellen um die Bündel außer Zweifel zu stehen.“

Aus allen diesen Beispielen dürfen wir wohl mit vollem Recht den an die Spitze dieses Kapitels gestellten Satz herleiten. Es tritt uns also die Tatsache entgegen, daß überall da, wo überhaupt eine Stärkescheide ausgebildet wird, diese als ein geschlossener Ring angelegt wird, der entweder das ganze Leitbündelsystem oder jedes einzelne Gefäßbündel umgibt. Es muß sich uns mithin die Annahme aufdrängen, daß beide Gewebe in einer Beziehung zueinander stehen; welcher Art diese Beziehung ist, soll in einem der nächsten Kapitel behandelt werden.

Als Abweichung von der eben aufgestellten Regel (jede Stärkescheide wird als Einzel- oder Gesamtring angelegt) möchte ich den oben angeführten Beispielen die Entwicklungsgeschichte der Stärkescheide von *Helianthus annuus* anreihen, die ich L. Peters[6]) entnehme. Letzterer schreibt p. 38: „Vor den großen Bündeln ist die Stärkescheide sehr deutlich, vor den mittelgroßen sind die Körner kleiner und in geringer Menge vorhanden, vor vielen kleinen Bündeln und vor den späteren Rindenstrahlen fehlt sie noch ganz“ (1,5 mm unter der Stammspitze); p. 40: „Die Stärkescheide ist auch hier nicht gut ausgebildet, vor den kleinsten Bündeln und den Markstrahlen kann sie noch fehlen“ (3,0 mm unter der Stammspitze) und p. 42: „Die Stärkescheide ist überall gut entwickelt“ (8,0 mm unterhalb der Stammspitze). Wir hätten hier also den Fall, daß die geschlossene Gesamtscheide hervorgeht aus der unterbrochenen; wiederum aber zeigt sich uns die Tatsache, daß ihre einzelnen zusammensetzenden Teile zuerst da erscheinen, wo Gefäßbündel in der Entwicklung begriffen sind.

---

[1]) Pringsh. Jahrb. 1903. p. 454.

[2]) Bot. Ztg. 1863.

[3]) Landw. Jahrb. 1879. p. 423.

[4]) Pringsh. Jahrb. Bd. 38. p. 456.

[5]) Zur Statolithen-Theorie des Geotropismus. (Beih. Bot. Centrbl. Bd. 16. p. 272.)

[6]) Diss. Rostock 1897.

Da die Sachssche Auffassung von der Funktion der Stärkescheide durch Heine endgültig widerlegt worden ist, und da wir nicht in der Lage sind, bei der Nemec-Haberlandtschen Hypothese stehen zu bleiben, der Stärkescheide aber unbedingt infolge ihrer allgemeinen Verbreitung eine hervorragende physiologische Bedeutung zugeschrieben werden muß, so stehen wir mithin vor einer noch der Lösung harrenden Frage; ihre Beantwortung soll im zweiten Hauptteil dieser Abhandlung versucht werden.

II. Teil.

Nachweis, dass der Inhalt der Stärkescheide ein Reservematerial darstellt.

Von Heine ist behauptet worden, daß der Inhalt der Stärkescheide ein Reservematerial ist; diese Auffassung wird von manchen Forschern nicht geteilt; die Vertreter der Statolithen-Theorie des Geotropismus weisen sie selbstverständlich ab. Haberlandt[1]) richtet sich gegen Heine mit folgenden Worten: „Wäre die Stärkescheide ein Speichergewebe für sich entwickelnde Bastmassen, so müßte man ferner erwarten, daß die quantitative Ausbildung und der Stärkegehalt dieses Speichergewebes annähernd gleichen Schritt hielte mit der quantitativen Ausbildung des Bastes, davon ist aber keine Rede . . .“ und weiter: „Es ist ganz unmöglich, daß diese relativ so geringen Stärkemengen einer einzelnen Zelllage auch nur einen nennenswerten Bruchteil jener Baustoffe ausmachen, die zur Zellwandverdickung eines mächtigen Bastringes oder einer starken Bastsichel erforderlich sind.“ Hiergegen muß ich erwidern, daß es vollkommen unerlaubt ist, aus dem Umstande, daß die Stärkescheide nicht das ganze Material liefert für sich entwickelnde Bastmassen (was zugegeben werden muß), den Schluß zu ziehen, daß ihr Inhalt überhaupt kein Reservematerial darstellt. Reservematerial kann doch von der Pflanze auch noch zu anderen Zwecken aufgespeichert werden als zur Sklerenchymentwickelung. B. Nemec[2]) wendet sich ebenfalls gegen Heine's Ansicht folgendermaßen: „Daß dem wirklich so ist (Scheidenstärke = Reservematerial), wird jedoch nicht dadurch bewiesen, daß einige sehr lockere, zeitliche Beziehungen zwischen dem Vorkommen der Stärke in den Scheidenzellen und der Ausbildung des Festigungsringes bestehen. Diese Beziehungen müssen ja nicht ursächlich und direkt sein. Es könnte ja die Statolithenstärke auch veratmet werden oder überhaupt zu anderen Zwecken benutzt werden als zur Verdickung der Zellwände." Zunächst muß ich betonen, daß die Beziehungen zwischen Stärkescheide und Festigungsgewebe (und Gefäßbündel, denn das Festigungsgewebe tritt meist in nächster Umgebung der Bündel auf) nicht sehr lockere, sondern im Gegenteil fast ausschließlich sehr enge sind, was sich leicht mit vielen Beispielen belegen läßt. Daß die Stärke der Scheide nicht veratmet oder überhaupt zu anderen Zwecken benutzt wird, soll in einem der nächsten Kapitel gezeigt werden. Nemec[1]) schreibt in derselben Arbeit weiter: „Es scheint mir, daß es überhaupt recht unzweckmäßig wäre, wenn die Pflanze in der Stärkescheide ein Baumaterial aufspeichern würde, das sie zunächst aus ihren älteren Teilen, die mit assimilierenden, entwickelten Blättern versehen sind, in die jüngeren Teile leiten würde, wo es auf eine Zeit lang als unlösliche Substanz abgelagert wäre, um dieselbe in späteren Stadien, wo diese Teile mit Assimilaten direkt reichlich versehen sind, wieder aufzulösen. Da wäre es doch zweckmäßiger, wenn die Pflanze das Baumaterial zur Zeit des Verbrauchs direkt auch an den Ort des Verbrauches leiten würde, ohne es auf längere Zeit als feste Reservesubstanz abzulagern." Dieser Einwurf ist berechtigt, wenn man die Heinesche Auffassung einseitig vertritt, fällt jedoch in sich zusammen, wenn man annimmt, daß die Stärke der Scheide ein Reservematerial ist, frühzeitig abgelagert, um gegebenenfalls z. B. bei einer Verwundung Verwendung zu finden, eine Annahme, deren Berechtigung ich im nächsten Kapitel ausführlich begründen werde.

---

[1]) Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. p. 263.

[2]) Die Stärkescheide der Cucurbitaceen. (Bul. intern. de l'Acad. des Sc. de Boh. 1904. p. 9.)

Erst vor kurzer Zeit hat S. Rywosch[2]) die Heinesche Auffassung verworfen, er schreibt: „Frank und Heine halten die Stärke in der Stärkescheide für eine Reservestoffansammlung zwecks Entwickelung des Sklerenchyms. Mir scheint es wenig plausibel, die Sache so ganz einfach aufzufassen. Wenn wir z. B. auf einem Querschnitt Zellen, welche reich an Stärke sind, demjenigen Teil anliegen sehen, wo die Sklerenchymbündel entstehen sollen, so müßte die Stärke, um diesen letzeren zugute zu kommen, doch erst aufgelöst und neue Stärke aus dem eingewanderten Zucker wieder in Stärke verwandelt werden, um wieder aufgelöst zu werden u. s. w. Diese vorübergehende Umbildung des Zuckers in Stärke sollte schon deshalb nicht als Reservestoff gedeutet werden, weil als solcher mit gutem Recht nur ein Stoff betrachtet werden kann, der eine bestimmte Ruheperiode vor dem Verbrauch durchmachen muß. Dieses ist aber hier durchaus nicht der Fall, denn die Stärke sammelt sich in der Scheide der im besten Wachstum begriffenen Organe. Und es handelt sich natürlich um eine möglichst baldige Aufzehrung der Baustoffe.“ Rywosch übersieht, daß Heine nachgewiesen hat, daß die Körner der Stärkescheide bis zu einer bestimmten Größe heranwachsen, in diesem Zustand anscheinend ganz unverändert eine geraume Zeit verharren, um dann, in den meisten Fällen mit Eintritt der Sklerenchymentwickelung, relativ sehr schnell zu verschwinden und nicht wieder regeneriert zu werden. Es handelt sich also gar nicht um ein fortwährendes Aufgelöstwerden und um ein fortwährendes Rückgebildetwerden der Stärkekörner aus eingewandertem Zucker.

---

[1]) a. a. O. p. 8.

[2]) Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. (Botan. Zeitung 1908. Heft VII. p. 128.)

Nachdem wir im Vorstehenden kurz die Haupteinwürfe gegen die Heinesche Auffassung kritisch beleuchtet haben, wollen wir jetzt die letztere noch fester begründen. Wir brauchen zu diesem Zwecke nur das Verhalten der Scheidenstärke bei verhinderter Assimilation, also während Hungerperioden zu studieren. Ich habe Verdunkelungsversuche angestellt mit Keimlingen von *Ricinus communis, Vicia Faba* und *Lupinus luteus*, mit Stecklingen von *Impatiens Sultani* und *Zebrina pendula*, sowie mit den Freilandpflanzen *Lunaria rediviva* und *Anthriscus silvestris*. Sämtliche Versuche ergaben dasselbe Resultat; es trat nämlich eine Entleerung der Stärkescheide ein, jedoch erst dann, wenn die Stärke des Grundparenchyms vollständig verschwunden war; letztere wird relativ schnell aufgebraucht, z. B. bei *Ricinus communis, Zebrina pendula* und *Lunaria rediviva*, die alle im Grundparenchym ziemlich reichliche Mengen von Stärke aufspeichern. Nur schwer gelingt es dagegen, die Stärke aus der Scheide in der Region stärksten Wachstums vollständig zum Verschwinden zu bringen. Man könnte sagen, nach der Statolithen-Theorie muß sich die Stärke in dieser Gegend am längsten halten, weil hier die geotropische Perception und Krümmung erfolgt; so lange die Pflanze überhaupt noch reaktionsfähig ist, den geotropischen Reiz also noch perzipiert, muß mithin auch noch Stärke vorhanden sein. Kniep[1]) gibt für das resistente Verhalten der Scheidenstärke folgende Erklärung: „Das Wurzelsystem dieser etiolierten Pflanzen ist nur schwach entwickelt und zeigt in der Regel auch zuerst Absterbeerscheinungen; dadurch wird die Zufuhr von Nitraten, Sulfaten und Phosphaten eine ungenügende, was eine Verhinderung der Eiweißbildung zur Folge hat, und die abgelagerten Kohlehydrate können somit nicht zu dieser Synthese verwendet werden.“ Ich möchte dieser Ansicht unter einer kleinen Ergänzung beitreten; in der Gegend der Streckung wird viel Material zum Wachstum der Zellhäute gebraucht, es wird deshalb alles noch an Reservestoffen vorhandene in einem konstanten Strom nach diesem Verbrauchsort transportiert und hier sofort verwendet, während die Stärke der Scheide in dieser Region noch unangetastet bleibt, da sie gerade hier aus unten zu besprechenden Gründen am nötigsten gebraucht wird; die Möglichkeit, die Scheidenstärke unangegriffen zu lassen, ist der Pflanze dadurch gegeben, daß die Zellen der Stärkescheide befähigt sind, ihren Inhalt gegen lösende Kräfte mit großer Energie festzuhalten. Die basalen Teile der Keimlinge sind also bald vollkommen entblößt von Nährstoffen und sterben infolgedessen nun sehr schnell ab.

---

[1]) Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. Diss. Jena 1904. p. 27.

Aber auch in der Streckungszone geht die Resorption der Stärke der Scheide nicht gleichmäßig vor sich, wie folgende Beispiele beweisen. Sechs Wochen lang verdunkelte Topfpflanzen von *Impatiens Sultani* enthielten in der Stärkescheide der Streckungsregion noch Stärke; es zeigte sich aber, daß über den Gefäßbündeln der Inhalt der Stärkescheide noch reichlicher war als über den Markstrahlen. Ebenso fand ich bei Keimlingen von *Vicia Faba*, die 18 Tage dunkel kultiviert worden waren — das Nährgewebe ist vorsichtig entfernt worden —, noch Stärke über den Gefäßbündeln in der Stärkescheide der Streckungszone, über den Markstrahlen war hingegen keine mehr vorhanden; die rindenständigen Gefäßbündel, die unter normalen Verhältnissen eine geschlossene Einzelscheide besitzen, behalten den Inhalt der Stärkescheide am längsten auf der der Epidermis zugewendeten Seite. Wir sehen also, daß die Pflanze, sobald sie gezwungen wird, ihr Reservematerial in der Stärkescheide anzugreifen, dies zuerst über den Markstrahlen tut; daraus folgt, daß die Pflanze gerade über den Gefäßbündeln der Stärke am notwendigsten bedarf.

Ich habe auch mit einigen milchsaftführenden Pflanzen Verdunkelungsversuche angestellt, und zwar habe ich das Verhalten des Inhalts der Stärkescheide studiert bei Exemplaren, die durch mehrmaliges Anzapfen ihres Milchsafts beraubt waren. Es wurden folgende Pflanzen verwendet: *Lactuca scariola*, *Euphorbia Lathyris* und *Myrsinites*. Immer zeigte sich, daß der Milchsaft relativ schnell regeneriert wurde; da die Assimilation unterdrückt war, wurde das Material zur Regeneration der im Milchsaft enthaltenen Kohlehydrate aus dem Grundparenchym und aus der Stärkescheide genommen. Zuerst wurde wieder die Stärke des Grundparenchyms angegriffen und dann diejenige des Stärkeringes, aber auch sein Vorrat wurde ziemlich schnell aufgezehrt; so war der Inhalt der Stärkescheide von *Euphorbia Lathyris* schon nach zehntägiger Verdunkelung vollständig entleert. Zur Kontrolle waren Dunkelkulturen mit nicht angezapften Exemplaren angestellt worden; bei diesen war die Stärkescheide nach zehntägiger Verdunkelung noch nicht entleert.

Es scheint dies nicht zu stimmen mit der vorigen Versuchsreihe, durch die festgestellt wurde, daß die Stärke der Scheide ein sehr resistentes Verhalten hat; es erklärt sich dies daraus, daß die milchsaftführenden Pflanzen eben durch ihren Milchsaft, der nach den Beobachtungen von Kniep auf die verschiedensten Tiere (besonders Schnecken) von abschreckendem Einfluß ist, vor den Angriffen dieser Tiere geschützt sind. Daß die Pflanze dieses Schutzmittel möglichst schnell wiederherzustellen sucht, läßt sich leicht vorstellen.

Dieselben Resultate erhält man bei der Kultur der Keimlinge in CO_2-freier Atmosphäre. Samen von *Ricinus communis*, *Vicia Faba* und *Lupinus luteus* wurden in ausgeglühtem Sand in gewöhnlicher mineralischer Nährlösung (Knop) zur Keimung gebracht und dann bei Tageslicht über konzentrierter Kalilauge kultiviert. So lange die Keimpflanzen aus ihren Reservestoffbehältern Nahrung beziehen konnten, wuchsen sie sehr schnell und hatten ein sehr gesundes Aussehen; nach dem Versiegen dieser Quelle traten binnen kurzer Zeit Absterbeerscheinungen ein. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß meist in der Streckungszone noch einige Stärkekörner in der Scheide vorhanden waren, ebenso in den Schließzellen der Spaltöffnungen. Hier kommen wir mit der Kniepschen Erklärung nicht ganz aus, denn das Wurzelsystem der Pflanzen war sehr stark entwickelt und auch reichlich Nährlösung stand den Keimlingen zur Verfügung; deshalb die oben gegebene Ergänzung.

Aus diesen Versuchen dürfen wir wohl mit Sicherheit auf die Richtigkeit der Heineschen Behauptung, daß die Scheidenstärke ein Reservematerial ist, schließen. Schröder[1]), der ja Anhänger der Statolithen-Hypothese ist, vermag infolgedessen doch nicht ganz die Heinesche Auffassung über Bord zu werfen, was aus folgender Stelle seiner Arbeit hervorgeht: „So bestechlich auch dieser Gedankengang im ersten Moment erscheint, so ist doch nicht zu vergessen, daß eben die krümmungsfähigen auch die wachstumsfähigen und — in allen Fällen bei Eintritt der Reaktion — auch tatsächlich wachsenden Regionen sind; und daß somit die Annahme, es handle sich hier um Reservematerial für das normale oder infolge des Reizes eintretende Wachstum, nicht völlig von der Hand zu weisen ist.“

Hatten die eben angeführten Versuche den Zweck, das Verhalten der Stärkescheide während Hungerperioden zu demonstrieren, so sollen die folgenden, die ich hier anschließend besprechen möchte, einiges Licht werfen auf die Regeneration der Scheidenstärke. Ich vermutete nämlich, daß die Stärke hier auch zuerst regeneriert wird, wenn man vollständig ausgehungerten Pflanzen plötzlich Nahrung zuführt, sie z. B. in Zuckerlösungen stellt. Ich ließ Samen von *Phaseolus multiflorus, Ricinus communis, Vicia Faba, Pisum sativum* und *Lens esculenta* keimen und stellte sie unter einen Blechrezipienten; um das Stadium völliger Reservestofffreiheit möglichst schnell eintreten zu lassen, wurde vorsichtig das Nährgewebe entfernt. Nachdem die Pflänzchen vollkommen entstärkt waren, brachte ich sie mit Rohrzuckerlösungen zusammen; es wurden Konzentrationen von 2, 4, 6 und 8⁰/₀ verwendet. Die Keimlinge wurden abgeschnitten und mit der frischen Schnittfläche in die Lösungen gestellt, natürlich unter dem Rezipienten belassen. Das Resultat der Versuche hat mir aber keine volle Klarheit über diese Frage verschafft, denn in den basalen Teilen der Pflänzchen, die also zuerst mit den Zuckerlösungen in Berührung gekommen sind, war das ganze Parenchym schon nach 24 Stunden mit kleinen Stärkekörnern erfüllt und zwar gleichmäßig, eine Auszeichnung der Stärkescheide war nicht zu erkennen. Aber diese Teile kommen ja zur Entscheidung der gestellten Frage gar nicht in Betracht, es handelt sich einzig und allein um das Verhalten der Stärkescheidezellen in den Stengelregionen, in denen sie normalerweise noch ihren Inhalt besitzen, denn nur diese werden eine stärkere osmotische Anziehungskraft als die Zellen des Nachbargewebes besitzen, eine Eigenschaft, die den älteren Stärkescheidezellen jedenfalls abgeht. Da es nun, wie schon erwähnt, sehr schwierig ist, die Stärkescheide besonders in der Streckungszone vollständig stärkefrei zu bekommen, so erklärt sich die Unsicherheit dieser Experimente. Einige andere Versuche wurden folgendermaßen angestellt: Den entstärkten Versuchsobjekten — Stengelteilen von *Ricinus communis, Vicia Faba* — wurde an mehreren Stellen die Epidermis abgezogen und diese Stellen mit Zuckerlösungen in Berührung gebracht — die Konzentrationen der Lösungen waren dieselben wie oben; aber auch diese Versuche konnten die Frage nicht entscheiden.

---

[1]) a. a. O. p. 275.

An dieser Stelle möchte ich eine kritische Bemerkung zu einer Angabe B. Franks einschalten; Frank schreibt:[1] „Umhüllt man an einer im Dunkeln gewachsenen Keimpflanze von *Phaseolus* ein Stück des Stengels mit Stanniol und läßt die Pflanze dann am Licht ergrünen und weiterwachsen, so unterbleibt in dem verdunkelten Stück die Erfüllung der Stärkescheide mit Stärke“ . . . Da die Bildung von Stärke in der Stärkescheide meist nicht in Chloroplasten geschieht, sondern in Leucoplasten, also vom Licht unabhängig ist, so dürfte hier wohl ein Irrtum vorliegen.

Verhalten der Stärkescheide bei Verwundungen.

Nachdem wir im vorigen Kapitel zu der Überzeugung gelangt sind, daß die Stärke der Scheide ein Reservematerial ist, bleibt uns nun noch übrig, aufzuklären, unter welchen Umständen sie Verwendung findet.

Heine nimmt bekanntlich an, daß die Scheidenstärke Reservematerial ist zur Ausbildung des mechanischen Gewebes; wie schon Haberlandt hervorgehoben hat, kann dies nicht ihre primäre Bestimmung sein, denn dazu ist ihre Masse zu gering.

Bei meiner Betrachtung, die ich zur Aufhellung der vorliegenden Frage anstellte, ging ich aus von der Annahme, daß die Stärke in der Scheide von der Pflanze aufgespeichert worden ist mit der Bestimmung, jugendliche höchst empfindliche Organe zu schützen, dadurch, daß sie im Falle einer schweren Verletzung wichtiger Gewebekomplexe sofort das Material liefert zur Heilung der Wunde, sei es zur Wundkorkbildung oder zur Regeneration der verletzten, aber noch lebensfähigen Zellen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es auch sehr wohl verständlich, daß die Stärkescheide die Gefäßbündel fast regelmäßig begleitet. Vor der Differenzierung der Gefäßbündelelemente, also schon bevor man zwischen Gefäßteil und Siebteil unterscheiden kann, wird bei sehr vielen Pflanzen eine Stärkescheide ausgebildet, die als geschlossener Ring die in Entwicklung begriffenen Leitbündel umgibt, z. B. bei *Vicia Faba, Lens esculenta, Pisum sativum* u. a. m.; auch beim ausgewachsenen Stengel finden wir häufig um die rindenständigen Gefäßbündel noch eine geschlossene Einzelscheide z. B. bei *Helianthus salicifolius* (Blütenschaft), *Dipteracanthus strictus* (Blattstiel) u. a. m. Die Gefäßbündel als Leitungsbahnen sind eben von hoher Wichtigkeit für die Pflanze, tritt an ihnen eine Wunde auf, so muß sie besonders schnell geheilt werden, um das unterbrochene Leitsystem wiederherzustellen. Diese Lagebeziehung zwischen Leitsystem und Stärkescheide, die ja auch Sachs zu seiner Theorie der Leitung stickstofffreien Materials in ihr veranlaßte, läßt sich nur in relativ seltenen Fällen nicht konstatieren.

---

[1] Lehrbuch der Botanik. 1892. p. 603.

Es handelt sich nun darum, die eben charakterisierte Annahme experimentell zu rechtfertigen; zu diesem Zweck habe ich an vielen Pflanzen Wunden untersucht. Solche Verletzungen können entstehen durch anorganische Eingriffe in das Leben der Pflanze, oder sie können durch Organismen verursacht werden. Verletzungen der ersten Art habe ich teils künstlich an den Versuchsobjekten angebracht, nämlich durch Stich, Schnitt oder Knicken, teils habe ich Wunden untersucht, die auf natürlichem Wege durch atmosphärische Niederschläge, Hagel oder Sturm entstanden waren. Wunden der zweiten Art können entweder durch Tiere, z. B. durch Käfer und deren Larven, Blattläuse, Schmetterlingslarven und auch Schnecken, oder durch pflanzliche Organismen hervorgebracht werden, z. B. durch Rostpilze. An diese Einteilung der Materie mich haltend, will ich im folgenden zunächst meine Beobachtungen an künstlich verletzten Pflanzen wiedergeben.

Als Versuchsobjekte verwendete ich vorwiegend solche Pflanzen, die eine sehr gut ausgebildete Stärkescheide haben, im Rindenparenchym meist jedoch keine Stärke führen.

Dipteracanthus strictus: Dem Blattstiel dieser beliebten Zierpflanze wurden mittels einer feinen Insektennadel eine Reihe von Stichwunden beigebracht; zur Verhütung des zu starken Austrocknens der Wundstellen — die Versuche wurden zum Teil an sehr heißen Tagen mit Freilandpflanzen im botanischen Garten angestellt — wurden die Rippen mit Fett eingerieben. Nach fünf Tagen bot sich bei der mikroskopischen Untersuchung folgendes Bild: Die Gefäßbündel sind zu einem Zentralzylinder zusammengeschlossen, der von einer einschichtigen Stärkescheide umgeben ist; längs der Ansatzstelle der Blattspreite ziehen auf jeder Seite der Rippe noch einige von einer geschlossenen Einzelscheide umgebene Leitbündel, endlich tritt zuweilen im Rindenparenchym noch ein Bündel auf, das auch von einem geschlossenen Stärkering umscheidet ist. An der Stichwunde ist die Stärke vollkommen verschwunden, sie hat das Material geliefert zur Bildung von Zellwänden für ein Wundgewebe; zunächst sind die Zellen, die direkt an der Wunde liegen, aber doch nicht verletzt sind, in Teilung getreten und dann haben auch die von der Verletzungsstelle entfernteren Zellen der Stärkescheide neue Querwände gebildet.

Spinacia oleracea: Der Blütenschaft dieser Pflanze wurde ebenfalls durch feine Insektennadelstiche verwundet und nach fünf Tagen untersucht. Die Stärkescheide umgibt die im Kreise angeordneten Gefäßbündel als geschlossene Zelllage; über den Gefäßbündeln sind die Scheidenzellen aber reichlicher mit Körnern gefüllt als über den Markstrahlen. An der Wundstelle zeigt sich auf dem mikroskopischen Querschnitt dasselbe Bild wie bei dem vorigen Versuchsobjekt, die Stärke ist auch hier vollkommen zur Zellwandbildung aufgebraucht worden, es haben sich sowohl Tangential- als auch Radialwände gebildet (s. Fig. 3).

Telekia speciosissima: Dem fleischigen Blattstiel dieser Komposite wurden durch Schnitte senkrecht zur Längsachse Wunden beigebracht, die bis auf die Gefäßbündel reichen; nach vier Tagen wurden die Wunden untersucht. Auf dem Querschnitt sieht man die Gefäßbündel in einem nach oben offenen Hufeisen angeordnet; zwischen den großen Hauptbündeln befinden sich noch kleinere, die weniger Gefäße und Siebröhren enthalten; jedes Bündel besitzt eine geschlossene Einzelscheide, deren Zellen auf der Leptomseite größere Körner enthalten, als über der Hadromseite. In der Umgebung der Wunde haben die Stärkezellen ihren Inhalt entleert; letzterer hat Verwendung gefunden zur Ausbildung des entstandenen Wundgewebes.

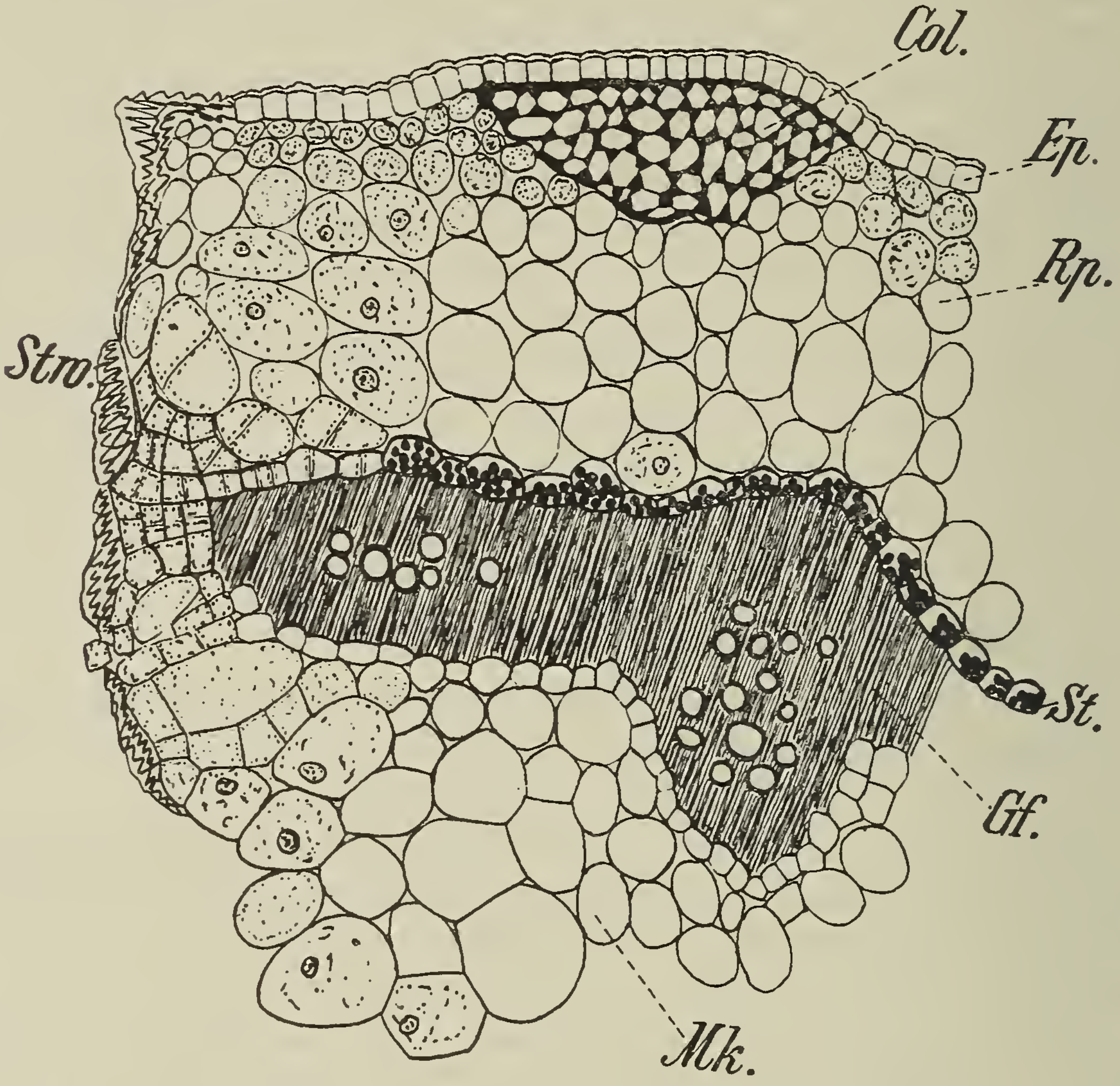


Fig. 3. *Spinacia oleracea*, Querschnitt, links Stichwunde.
Ep. = Epidermis. *Col.* = Collenchymleisten. *Rp.* = Rindenparenchym.
St. = Stärkescheide. *Gf.* = Gefäßbündelsystem. *Mk.* = Mark.
Stw. = Stichwunde.

Impatiens glanduligera: Der 2,5 m Höhe erreichende hohle Blütenschaft wurde an mehreren Stellen durchgeknickt und an einem Stab festgebunden, damit er nicht schlaff zu Boden hing und die Möglichkeit zur Heilung der Wunde gegeben war; nach Verlauf von sieben Tagen wurde die mikroskopische Untersuchung vorgenommen, die folgendes Resultat ergab: An der Knickstelle ist auf der Konkavseite eine Zerquetschung vieler Zellen eingetreten, viele Zellwände sind zerrissen und es ist eine Menge Saft aus den verletzten Zellen herausgepreßt worden. Die Epidermiszellen in nächster Umgebung der Wunde sind abgestorben, etwas weiter von ihr entfernt sind sie in Teilung getreten; selbst die Collenchymzellen, die gewöhnlich in zweifacher Lage auf die Epidermis nach innen zu folgen, sind durch tangentiale Längswände geteilt und radial gestreckt worden. Die langgestreckten Zellen des sehr zartwandigen Rindenparenchyms sind ebenfalls in Teilung getreten sie haben aber nur eine geringe Zahl von neuen Zellhäuten gebildet. Auf dieses Grundparenchym nach innen folgt die einschichtige Stärkescheide, deren Zellen lückenlos aneinander stoßen; an der Knickstelle sind sowohl neue Quer- als Längswände gebildet worden. In der näheren Umgebung der Wunde ist der Inhalt der Stärkescheide stark reduziert, wenn auch noch nicht vollkommen verschwunden; hätte die Untersuchung einige Tage später stattgefunden, dann wäre sicherlich keine Spur von Stärke mehr nachzuweisen gewesen. Die Stärke ist wieder zur Regeneration des verletzten Gewebes verwendet worden, sowohl der nach außen zu gelegenen Partie, als auch der nach innen zu gelegenen. Auf der diametral gegenüberliegenden Seite ist natürlich ein Bauch entstanden, die Zellen aller Gewebe sind stark gedehnt worden und

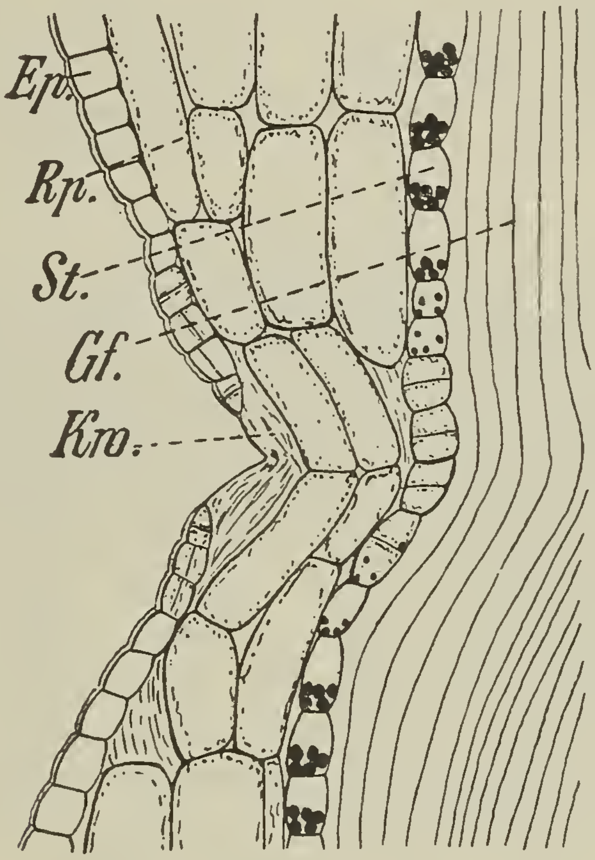


Fig. 4. *Impatiens glanduligera*, geknickt, Längeschnitt.
Ep. = Epidermis. *Rp.* = Rindenparenchym. *St.* Stärkescheide. *Gf.* = Gefäßbündel. *Kw.* = Knickwunde.

die Zellwände sind schließlich nach Überschreitung der Dehnbarkeitsgrenze zerrissen; damit im Zusammenhang ist auch hier die Stärkescheide fast vollkommen entleert (s. Fig. 4).

Sehr schön treten diese Verhältnisse auch bei *Centauridium Drummondii* hervor. Der Blütenschaft ist ebenfalls geknickt worden und an einen Stab festgebunden. Das mechanische Gewebe besteht an der Wundstelle aus einzelnen Bastzellgruppen; in der Nähe dieser Gruppen ist das Gewebe zerrissen, während über den Markstrahlen infolge der noch großen Elastizität kein Zersprengen der Zellwände eingetreten ist; wir sehen deshalb auch über den Markstrahlen die Scheidenstärke noch erhalten, wohingegen über den Bastzellgruppen die Stärke vollständig aufgebraucht worden ist.

Dasselbe Resultat habe ich erhalten bei sämtlichen in dieser Richtung angestellten Versuchen; ich will die übrigen Versuchsobjekte in der folgenden Tabelle zusammenstellen.

Tabelle III.

	Verwundet		untersucht	Stärkescheide
	am	durch	am	an d. Wunde
Phlomis tuberosa	25. V. 08	Stich	30. V. 08	entleert
Alliona nyctagynea	27. V. 08	„	30. V. 08	„
Zebrina pendula	24. V. 08	„	28. V. 08	„
Inula Helenium	21. V. 08	Schnitt	26. V. 08	„
Boehmeria nivea	16. VI. 08	„	20. VI. 08	„
Sida dioica	16. VI. 08	„	21. VI. 08	„
Cirsium oleraceum	25. VII. 08	Knicken	1. VIII. 08	„
Impatiens amphorata	27. VII. 08	„	2. VIII. 08	„

Hieran anschließend möchte ich noch einige andere Verwundungsversuche erwähnen; von den Versuchspflanzen wurden die Epidermis und die nächstfolgenden Zelllagen vorsichtig entfernt und nun das Verhalten der Stärkescheide beobachtet; es zeigte sich, daß bei solchen Wunden, die nirgends bis auf die Stärkescheide reichen, der Inhalt der Stärkescheide nicht angegriffen wird; die Stärke in der Scheide ist also nur für den äußersten Notfall abgelagert.

Um nicht den Einwurf, daß meine Versuche als den natürlichen Verhältnissen zu wenig entsprechend, nicht stichhaltig seien, berechtigt erscheinen zu lassen, bemühte ich mich, an Freilandpflanzen ähnliche Verletzungen zu entdecken, was sehr leicht gelang; Hagel uud Sturm stellen den meinigen ähnliche Experimente oft genug an zum Schaden der Landwirte und Gärtner. Nach einem Hagelwetter, das am 22. V. 08. Jena und seine nähere Umgebung heimsuchte, fand ich überreichlich Studienmaterial. Ich lasse hier zur Stütze meiner oben angeführten Auffassung von der physiologischen Funktion der Stärkescheide einige sehr charakteristische Fälle in genauer Beschreibung und Abbildung folgen.

Heracleum villosum: Das Material habe ich am 15. VI. 08, also 24 Tage nach der Verwundung, im botanischen Garten gesammelt. Die Blattspreiten waren vollständig von den Hagelkörnern zerschlitzt und die Blattstiele über und über von Schloßwunden bedekt; der mikroskopische Querschnitt durch einen solchen Blattstiel bietet folgendes Bild: Die Gefäßbündel sind in mehreren Kreisen in dem hohlen Stiel angeordnet, letzterem dienen subepidermale Collenchymleisten als Festigungselemente; unter dem Schutz dieser Leisten befinden sich die äußeren Balsamgänge und der äußerste Gefäßbündelkreis. Jedes Leitbündel besitzt eine Stärkekappe, die, dem Siebteil angeschmiegt, zwei Zelllagen umfaßt; die innere Zellschicht besteht aus kleineren Zellen als die äußere. Ist der Schlag des Hagelkornes nicht sehr stark gewesen, dann sind bloß die Zellen der Markstrahlen verletzt, während die Gefäßbündel unversehrt sind, da das Collenchym die Wucht des Schlages aufgehalten hat; es tritt in den Markstrahlen eine schwache

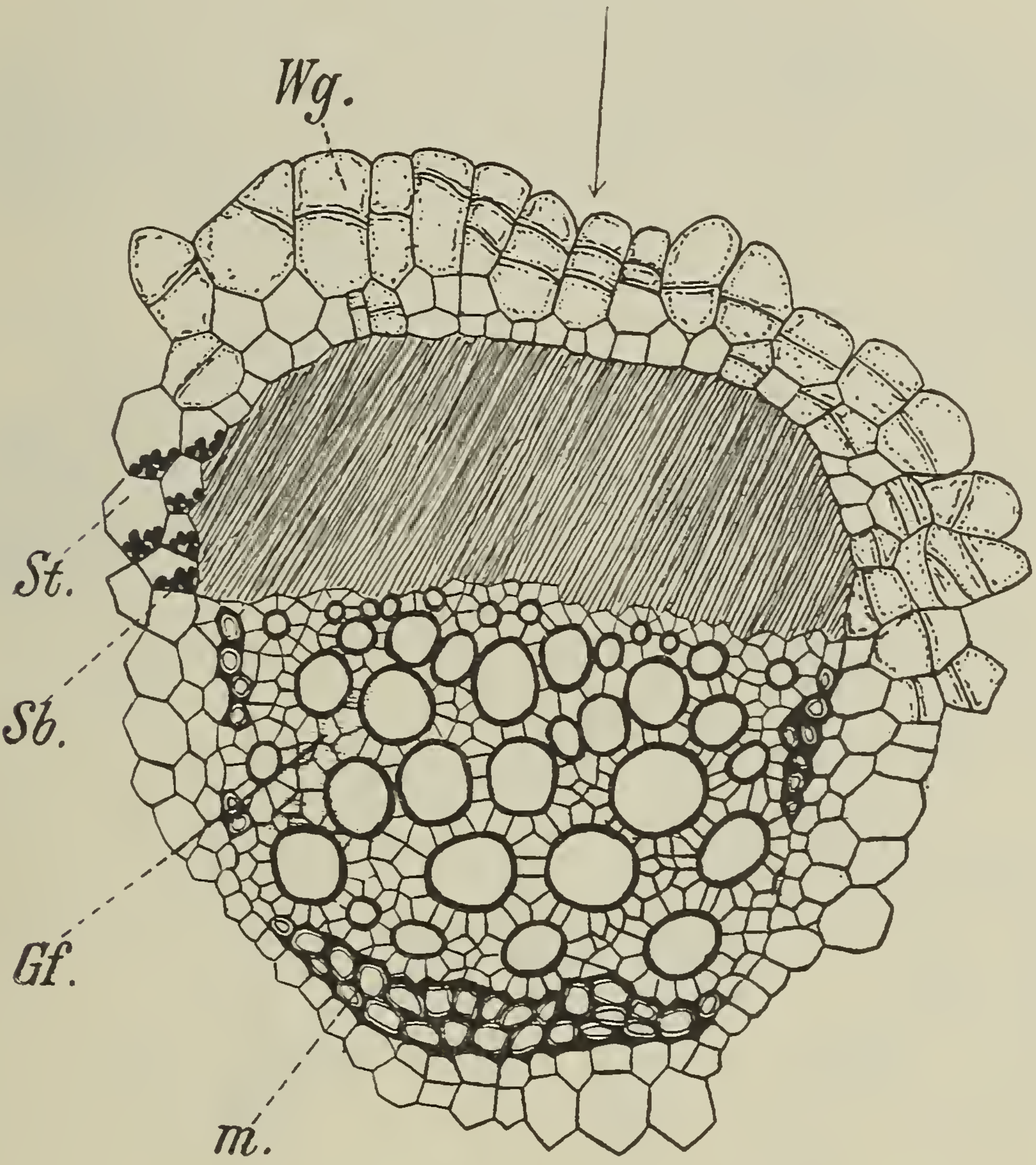


Fig. 5. *Heracleum villosum.* Querschnitt, durch Hagel verwundet.
Pfeil = Richtung des Hagelschlages.
Wg. = Wundgewebe. *St.* = Stärkescheide. *Sb.* = Siebteil. *Gf.* = Gefäßteil.
m. = mechanisches Gewebe.

Zellteilung unter Bildung sehr zartwandigen Parenchyms ein. Ist jedoch auch der Collenchymleisten zerschlagen und geht die Wunde bis auf die Gefäßbündel, dann findet von den Zellen der Stärkekappe aus eine rege Zellwandneubildung statt, während welchen Prozesses der Vorrat in der Stärkescheide vollkommen aufgebraucht wird. Reicht die Wunde nicht bis direkt auf die Stärkescheide, dann treten die Zellen der letzteren nicht in Teilung, sondern das Parenchym zwischen Stärkekappe und Collenchymleisten, das im unverletzten Zustande sehr zartwandig ist, erfährt eine Zellwandverdickung, wozu die Stärkescheide ebenfalls das Material liefert, denn auch in diesen Gegenden ist die Scheide vollkommen entleert. Die Figur zeigt eine Verletzung bis auf die Stärkescheide reichend von der einen Seite her; einzelne Zellen haben ihren normalen Stärkegehalt noch, da sie nicht in der Region der Zellteilung liegen. (Siehe Fig. 5.)

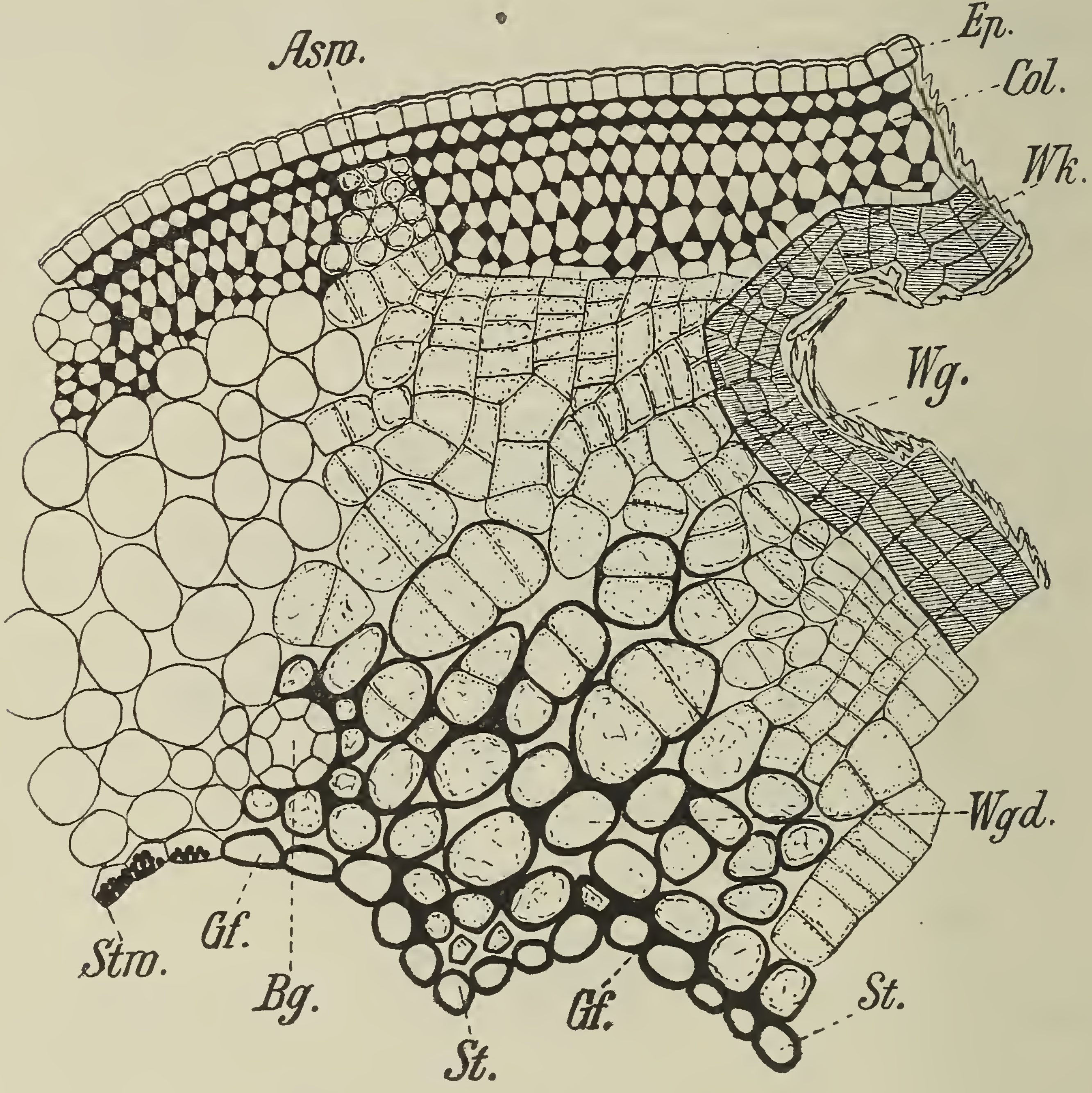


Fig. 6. *Aralia hispida,* Querschnitt.

Ep. = Epidermis. *Col.* = Collenchym. *Asw.* = Assimilationsgewebe. *Wk.* = Wandkork. *Wg.* = Zartwandiges Wundgewebe. *Wgd.* = Dickwandiges Wundgewebe. *St.* = Stärkescheide. *Gf.* = Gefäßbündel. *Bg.* = Balsamgang.

Aralia hispida: Der Blattstiel ist entweder durch Hagelschlag verletzt oder durch einen anderen mechanischen Eingriff stark beschädigt worden. An der Wunde ist der Stiel gewöhnlich angeschwollen und längsseits aufgerissen; dicht unter der Epidermis sehen wir auf dem mikroskopischen Querschnitt einen mehrschichtigen Collenchymring hinziehen, der nur an wenigen Stellen dem zartwandigen Rindenparenchym Zutritt zur Epidermis gestattet und einzelne Balsamgänge in sich schließt. Die im Kreise angeordneten Gefäßbündel sind von einer geschlossenen Gesamtstärkescheide umgeben; im Mark liegen noch einzelne Gefäßbündel, die aber keine Stärkescheide besitzen, da sie infolge ihrer zentralen Lage nicht so sehr irgend welchen Angriffen ausgesetzt sind. An der Wunde ist das ganze Gewebe verändert; zunächst sind die bei intakten Pflanzen äußerst zartwandigen Zellen des Rindenparenchyms in nächster Umgebung der Stärkescheide stark verdickt, die mehr der Epidermis genäherten Zellen sind nicht in dem Maße verdickt, dafür sind sie aber in Teilung getreten; an der Oberfläche hat sich eine mehrschichtige Lage von Wundkork gebildet, der sich schon durch seine Braunfärbung dem bloßen Auge zu erkennen gibt. Während bei den bisherigen Beispielen die Zellen an der Wunde sich entweder verdickten oder in Teilung traten, geschieht hier beides. Selbst die Zellwände der Stärkescheide erleiden eine starke Verdickung. Die Figur gibt ein Stück eines Querschnittes wieder; links sieht man die Zellen der Stärkescheide noch mit Körnern gefüllt, rechts sind sie entleert und ihre Wände stark verdickt (s. Fig. 6).

Diese Beispiele ließen sich noch beliebig weit vermehren; ich will nur, um nicht zu ermüden, in folgender Tabelle noch einige durch Hagelschlag verletzte Pflanzen zusammenstellen, die ich einer Untersuchung unterworfen habe und die mir dieselben Resultate lieferten.

Tabelle IV.

	verwundet am	gesammelt am	Stärkescheide an der Wunde
Rheum undulatum	22. V. 08.	2. VI. 08	entleert
Rumex scutatus	„	3. VI. 08	„
Urtica cannabina	„	4. VI. 08	„
Dipteracanthus strictus	„	5. VI. 08	„
Verbascum Thapsus	„	4. VI. 08	„
Hyoscyamus niger	„	5. VI. 08	fast entleert
Solanum tuberosum	„	17. VI. 08	„
Dorema ammoniacum	„	15. VI. 08	„
Caccinia strigosa	„	10. VI. 08	entleert
Centaurea pulchella	„	10. VI. 08	„
Sylphium perfoliatum	„	20. VI. 08	„
Iuglans regia	„	5. VII. 08	„

Wie der Hagel, kann auch heftiger Wind den Pflanzen Wunden beibringen, sei es durch Knicken oder durch Abreißen von Ästen und Seitentrieben und so die Stärkescheide veranlassen, ihren Reservevorrat zur Wundheilung abzugeben.

Ich komme jetzt zur Untersuchung der zweiten Art der oben erwähnten Wunden, nämlich zu solchen, die der Pflanze durch Organismen beigebracht werden. Aus der ungeheuren Mannigfaltigkeit, die sich uns hier bietet, greife ich einige Beispiele heraus.

Auf *Crambe cordifolia*, einer Crucifere, findet man im Juni, Juli und August häufig die sogenannten Erdflöhe; diese kleinen Tierchen aus der Familie der Blattkäfer (Chrysomelidae) durchlöchern die Blattspreiten, benagen aber auch gern die Blattstiele und besonders die Blütenschäfte in der Region der Streckung, weil dort die Gewebe sehr weich sind, da noch keine starke Sklerenchymentwickelung eingetreten ist. Die Larven dieses Blattkäfers fressen sich in das Mark der Blattstiele und verursachen nun der Pflanze empfindliche Wunden. Makroskopisch sieht man an den befallenen Blattstielen Anschwellungen und endlich ein Aufplatzen der Stiele in der Längsrichtung; der mikroskopische Querschnitt bietet sich dem Auge folgendermaßen dar. Wir finden die Gefäßbündel im Kreis ziemlich dicht unter der Epidermis lokalisiert. Gewöhnlich sind die alten Bündel 3—6teilig, während die jüngeren als ein Ganzes erscheinen; jedes dieser Bündel besitzt eine wohl-

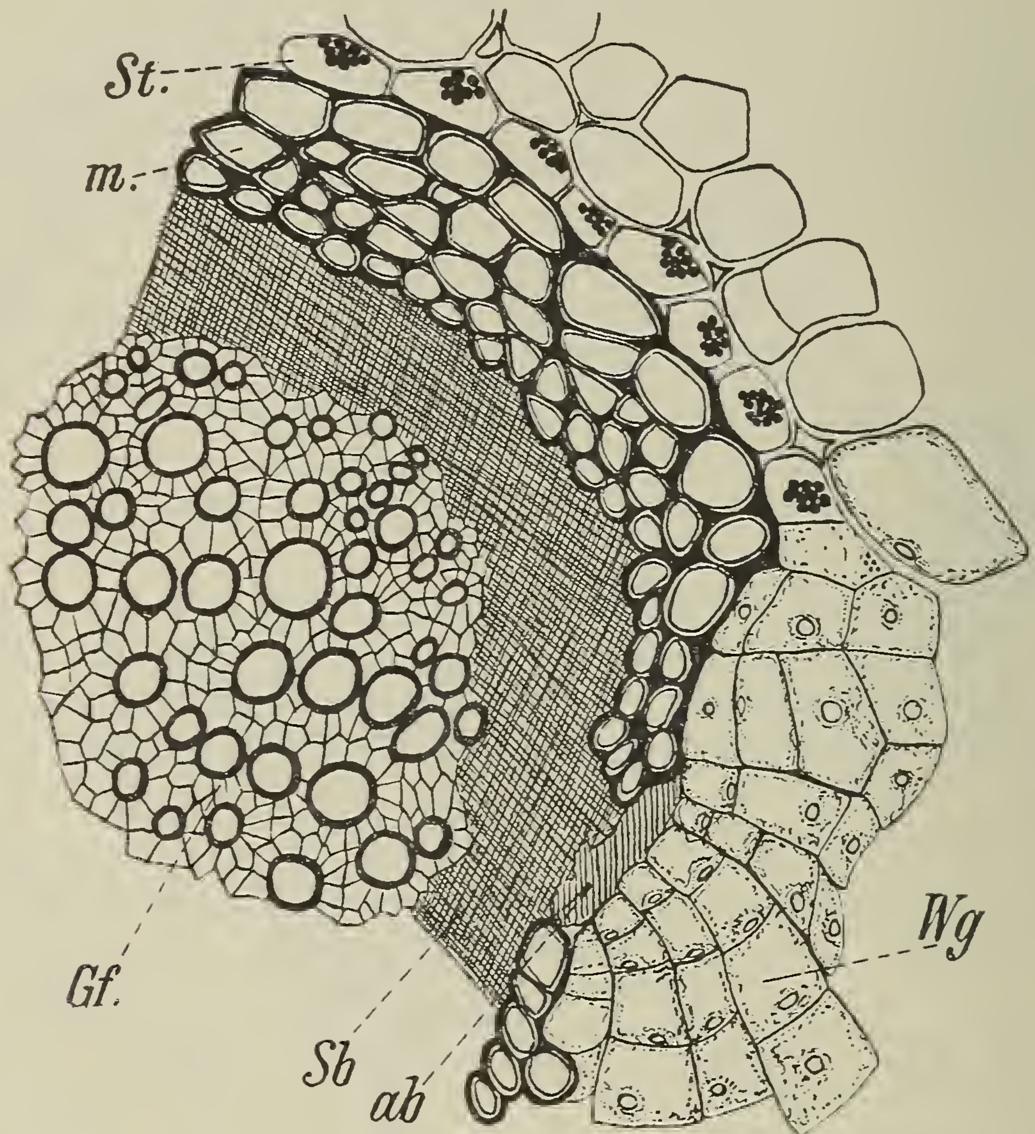


Fig. 7. *Crambe cordifolia*, Querschnitt, Erdflohfraß.

St. = Stärkescheide. *m.* = Mechanisches Gewebe. *Sb.* = Siebteil. *Gf.* = Gefäßteil. *ab.* = Abgestorbenes Gewebe. *Wg.* = Wundgewebe.

ausgebildete geschlossene Einzelscheide, die, da sie den einzelnen Gefäßbündellappen eng angeschmiegt folgt, gelappt erscheint; bei jugendlichen Stadien sieht man das Gesamtbündel, der Anzahl der Teile entsprechend, von Stärkezellenzügen durchsetzt, ein Zeichen davon, daß mehrere für sich angelegt und mit einer eigenen Stärkescheide versehen gewesene Gefäßbündel zu einem großen Ganzen verschmolzen worden sind. An der Verletzungsstelle tritt nun überall von den Zellen der Stärkescheiden aus eine ausgiebige Zellenneubildung ein; die Stärkescheide wird also sozusagen zu einem Meristem. Die Zellen des Grundparenchyms beginnen zwar auch, sich zu teilen, aber das entstehende Gewebe ist sehr zartwandig, also wenig resistenzfähig. Jede neugebildete Zelle enthält einen deutlichen Kern, der, von Protoplasma eingeschlossen, der neugebildeten Querwand gewöhnlich anliegt, später aber nach dem Inneren der Zelle wandert. Hat man ein Stadium, in dem gerade die Zellteilung von der Stärkescheide aus begonnen hat, so findet man in den jungen Zellen viele kleine Stärkekörnchen, die bei weiteren Teilungen aber noch verwendet werden; jedenfalls wird auf diese Weise die Stärke der Scheide restlos aufgebraucht (s. Fig. 7).

Scrophularia nodosa: In den heißen Sommermonaten wird dieses Gewächs eifrig von gewissen Rüsselkäfern (Cuculioniden) besucht. Das Weibchen bohrt ein kreisrundes Loch in die Epidermis und durch den Gefäßbündelkreis, frißt dann trichterförmig weiter und legt endlich in den so geschaffenen Hohlraum etwa 8—10 gelbe $^1/_2$ mm lange Eier. Während das Weibchen diesen Raum verfertigt, sitzt ihm das Männchen auf dem Rücken, um bei dem schwierigen Geschäft der Eiablage behülflich zu sein; ist letztere erfolgt, dann wird das Loch vom Weibchen mittels einer gallertigen Masse wieder verschlossen. Das sind die Stellen, die sich dem unbewaffneten Auge als kleine schwarze Punkte und später als Anschwellungen darstellen und die den ganzen Blütenschaft dicht bedecken. Ein Querschnitt durch einen auf diese Weise verwundeten Stengel läßt an der Verletzungsstelle eine rege Zellteilung erkennen, die wieder von den Zellen der Stärkescheide, die als ein geschlossener Ring hier auftritt, ausgegangen ist. Die Stärke wird vollkommen aufgebraucht, indem sie das Material zur Zellwandbildung liefert.

Wunden, die durch kleine Schmetterlingslarven verursacht werden, habe ich untersucht bei folgenden Pflanzen: *Cochlearia armoracia* (Blattstiel), *Rumex Patientia* (Blattstiel) und *Verbascum Thapsus;* bei der letztgenannten fressen die Raupen das zartwandige Rindenparenchym, sobald sie aber an den Sklerenchymring gelangen, hören sie auf, und nun beginnt von der Stärkescheide aus, die dem mechanischen Gewebe nach außen anliegt, die Bildung des Wundgewebes, wobei der Inhalt der Scheide vollkommen resorbiert wird.

Ferner muß ich hier noch Schneckenwunden behandeln; sowohl kleine Gehäuseschnecken als auch Nacktschnecken (bes. Limax agrestis) verursachen solche; diese Wunden sind an vielen

Pflanzen zu finden, hauptsächlich an solchen, die einen fleischigen Stengel haben z. B. *Mesembryanthemum species, Portulaca oleracea* u. a. m. Der Effekt ist derselbe wie bei sämtlichen bisher behandelten Verletzungen, nämlich eine vollständige Entleerung der Stärkescheide in der Umgebung der Wunde.

Zu erwähnen sind auch die Wunden, die durch Blattläuse (Aphiden) hervorgebracht werden. Bekanntlich stechen diese Pflanzenschädlinge die Stengelorgane, auf denen sie massenhaft leben, gewöhnlich zwischen zwei Epidermiszellen an und treiben einen Kanal intracellular oder intercellular durch das Rindenparenchym nach dem Weichbast der Gefäßbündel, um von hier ihre Nahrung zu entnehmen oder sie lassen den Kanal durch das Rindenparenchym verlaufen, ohne den Weichbast zu bevorzugen. Ist letzterer wie z. B. bei noch jugendlichen Organen nicht durch Sklerenchymmassen geschützt, dann verläuft der Kanal vollkommen gradlinig (beobachtet bei *Calendula officinalis* in der Wachstumszone); stößt die Blattlaus mit ihrem Stachel jedoch auf starkes Sclerenchym, dann weicht sie nach der Seite aus, um eine Stelle zu suchen, die den Durchgang gestattet; man sieht deshalb den Kanal manchmal rechtwinklig gebogen. Im ersten Falle (der Kanal führt nach dem Weichbast) hat der Blattlausstich wohl kaum einen Einfluß auf die Stärkescheide, denn es gilt für die Pflanze doch nur relativ schwache Wunden zu heilen — nur um den Kanal wird eine dünne Celluloseschicht gebildet[1]) — im zweiten Fall (der Kanal verläuft im Rindenparenchym) jedoch wird der Inhalt der Stärkescheide zur Regeneration der geschädigten Rindenparenchymzellen verwendet. Die Aphiden entziehen dem Zellsaft höchstwahrscheinlich Zucker — es wäre auch möglich, daß sie ein stärkelösendes Ferment absondern[2]). — Als diesbezügliches Beispiel will ich *Vicia Faba minor* herausgreifen und näher beschreiben. Auf einem durch einen von Blattläusen dicht bevölkerten Blütenschaft dieser Pflanze geführten Querschnitt sieht man die Rindenparenchymzellen vollkommen von normalen Typus abweichen; jedenfalls infolge des Giftes, das die Blattlaus ihrer Wirtspflanze eingespritzt hat, ist eine starke Hypertrophie der Zellen eingetreten — unter Hypertrophie verstehe ich mit Küster[3]) eine abnorme Volumzunahme der Zellen ohne Teilung. In der Nähe dieser Stellen ist der Inhalt der Stärkescheide entleert, er hat zur Regeneration des Zellsaftes und auch zum Wachstum der Zellhäute Verwendung gefunden. Daß auf diese Weise der ganze Stärkevorrat der Scheide auf lange Strecken hin aufgebraucht werden kann, läßt sich leicht einsehen, wenn man sich das massenhafte Auftreten der Aphiden vergegenwärtigt.

Zuletzt habe ich noch gallenartige Wucherungen zu besprechen; im Juli und August findet man an sehr vielen Pflanzen kleine Anschwellungen entweder an den Blattstielen oder an der

---

[1]) Vergl. Büsgen, Der Honigtau. (Jen. Ztschr. f. Naturw. 1891.)

[2]) Büsgen, p. 396.

[3]) Pathol. Pflanzen-Anatomie. 1903. p. 65.

Hauptachse der Pflanzen. Ich habe solche Pustelchen gesammelt von *Brassica oleracea, Anchusa officinalis* und *Dipsacus laciniata.* Die mikroskopische Untersuchung einer solchen Wucherung ergibt, daß eine ziemlich allgemeine Zellteilung Platz gegriffen hat; hauptsächlich geht diese Zellneubildung von der Schicht direkt an die Gefäßbündel, also von der Stärkescheide aus (ich greife *Brassica oleracea* heraus). (Fig. 8.) Nach Behandlung des Schnittes mit Jodlösung zeigt sich, daß die Stärkescheide an den Wucherungen vollständig ihres Inhalts beraubt ist; die Stärke hat Verwendung zur Bildung der neu entstandenen Zellwände gefunden.

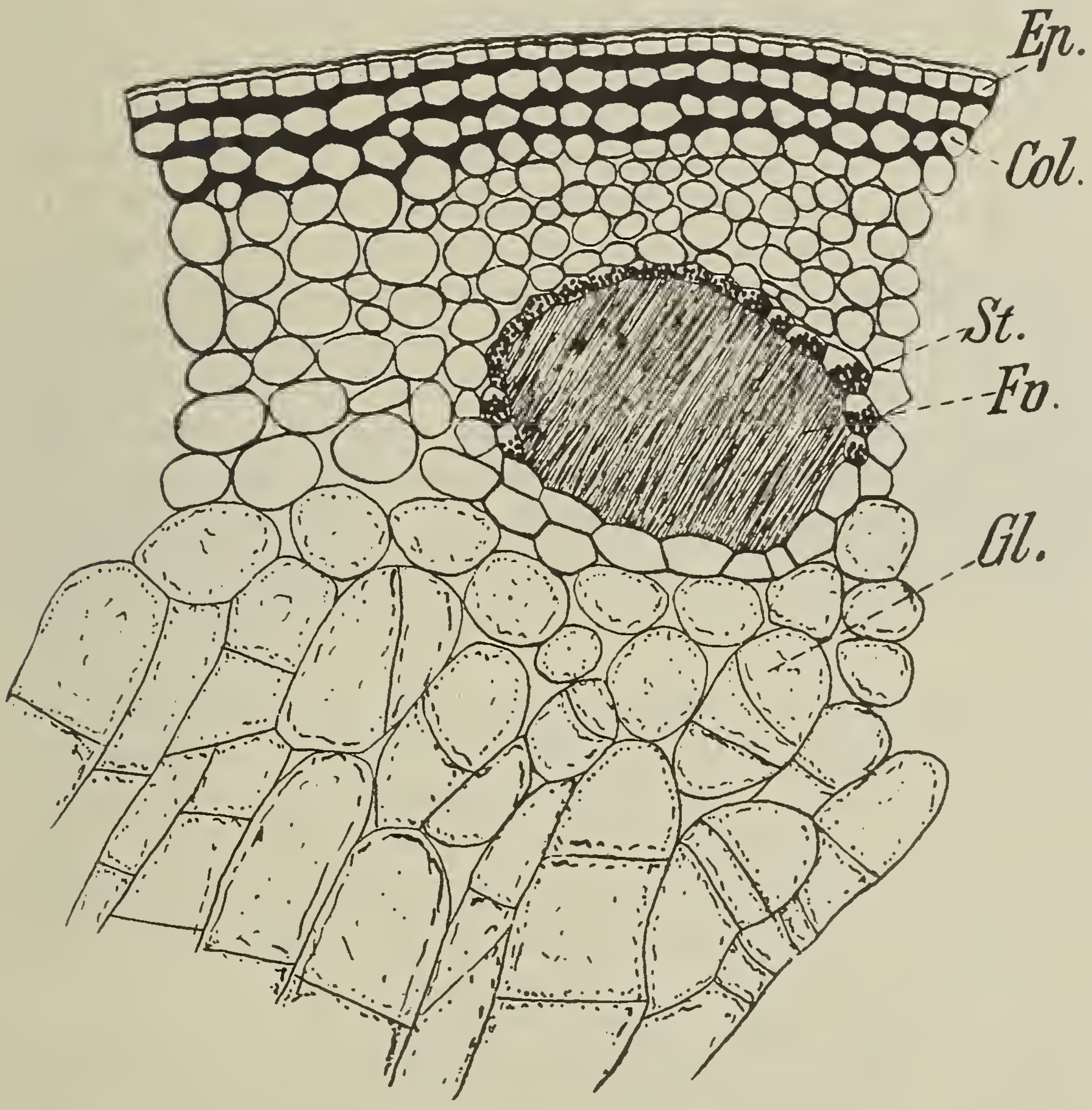


Fig. 8. *Brassica oleracea*, Querschnitt, gallenartiges Gewebe.
Ep. = Epidermis. *St.* = Stärkescheide. *Fo.* = Fibrovasalstrang.
Gl. = Gallenartiges Gewebe. *Col.* = Collenchym.

Verhalten der Stärkescheide im ausgewachsenen Stengel.

Hat der Pflanzenstengel ein gewisses Alter erreicht, dann verschwindet in der Regel der Inhalt der Stärkescheide sehr schnell, besonders da, wo mechanisches Gewebe gebildet wird. Diese Tatsache muß hier nochmals besonders hervorgehoben werden, weil sie Haberlandt nicht genügend würdigt; wir lesen bei ihm[1]):

---

[1]) Über die Perception des geotropischen Reizes. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900. p. 269.)

„Die Stärkescheide grenzt durchaus nicht immer an mechanisches Gewebe. Bei zahlreichen Dikotylen ist bekanntlich in der Rinde nur ein Kranz isolierter Bastbündel vorhanden und doch bildet die Stärkescheide eine kontinuierliche Lage. Der Stärkegehalt ist über den in Anlage begriffenen Bastbündeln nicht größer als dort, wo sie die primären Markstrahlen durchsetzt, beziehungsweise über dem Cambiumring und Leptom ist. Auch nimmt mit zunehmender Verdickung der Bastzellen der Stärkegehalt über den Bastbündeln nicht rascher ab, als zwischen denselben.“ Zunächst kennen wir Fälle, in denen der Stärkegehalt der Scheide an den Stellen größer ist, an denen das stärkste mechanische Gewebe entwickelt wird z. B. *Dorema ammoniacum;* bei dieser Pflanze enthalten im Blattstiel nur die peripherischen Gefäßbündel Stärkekappen, nicht aber die markständigen; dementsprechend entwickelt sich auch nur um die äußeren Bündel starkes Sklerenchym; ebenso bei *Lophanthus chinensis,* bei ihr ist über den Gefäßbündeln die Stärkescheide reichlicher gefüllt als über den Markstrahlen; dasselbe gilt für *Telekia speciosissima* und *Spinacia oleracea,* wie schon oben erwähnt wurde.

Pflanzen, die eine geschlossene Gesamtscheide besitzen, trotzdem sie nur einzelne Bastbündel im Rindenparenchym ausbilden, gibt es; bei ihnen wird jedoch über den Bastzellgruppen die Stärkescheide auch jedesmal zuerst entleert. Man sieht dann häufig, daß die Scheide über den Markstrahlen noch ihren normalen Inhalt besitzt, während sie vollkommen frei von Stärke ist über den Bastzellgruppen; ich führe als sehr instruktive Beispiele an: *„Helianthus salicifolius, Carduus crispus, Alfredia cernua“* u. a. m. (s. Fig. 9).

Ich komme hier nochmals auf die Ausführungen Nemecs (vergl. oben) zurück; er hatte die Vermutung ausgesprochen, daß die Stärke der Scheide ja auch veratmet oder zu irgend einem anderen Zwecke benutzt verden könnte. Man muß dann doch fragen, weshalb wird stets die Stärke über den Bastzellgruppen zuerst veratmet; es könnte doch auch die Stärke über den Markstrahlen einmal zuerst der Atmung dienen.

Haberlandt führt einige Pflanzen an, bei denen in der Stärkescheide keine nennenswerte Abnahme des Stärkegehaltes zu konstatieren ist, trotz schon weit vorgeschrittener Membranverdickung der Bastzellen; er nennt *Muscari comosum* (Blütenschaft), *Astragalus asper* und *Eschscholtzia californica;* dasselbe gibt Strasburger[1]) für *Aristolochia Sipho* an; ich füge diesen Beispielen noch hinzu *Impatiens glanduligera* und *Mesembryanthemum.* Hier wird die Stärke nicht zur Ausbildung des mechanischen Gewebes verwendet, sondern sie bleibt noch lange erhalten; man könnte das damit erklären, daß die Nahrungszufuhr von den Gefäßbündeln zum Rindenparenchym durch die Sclerenchymmassen hindurch zu sehr erschwert ist, um bei Eintritt einer Verwundung genügend schnell das Material an die Wundstelle zum Verschluß derselben zu schaffen. Vertritt man diese Ansicht, dann müßte man annehmen, daß bei den oben angeführten Pflanzen das mechanische Gewebe überall gleichmäßig entwickelt ist, während bei denjenigen, die ihre Stärkescheide entleeren, Stellen vorhanden sein müßten, die eine geringere Verdickung erfahren haben, mithin der Nahrung auch den Durchtritt noch gestatten. Das Verhalten der Stärkescheide bei diesen Pflanzen gibt also ebenfalls keinen Anlaß, an dem Reservestoffcharakter ihres Inhalts zu zweifeln.

---

[1]) Ltb. 1891. p. 263.

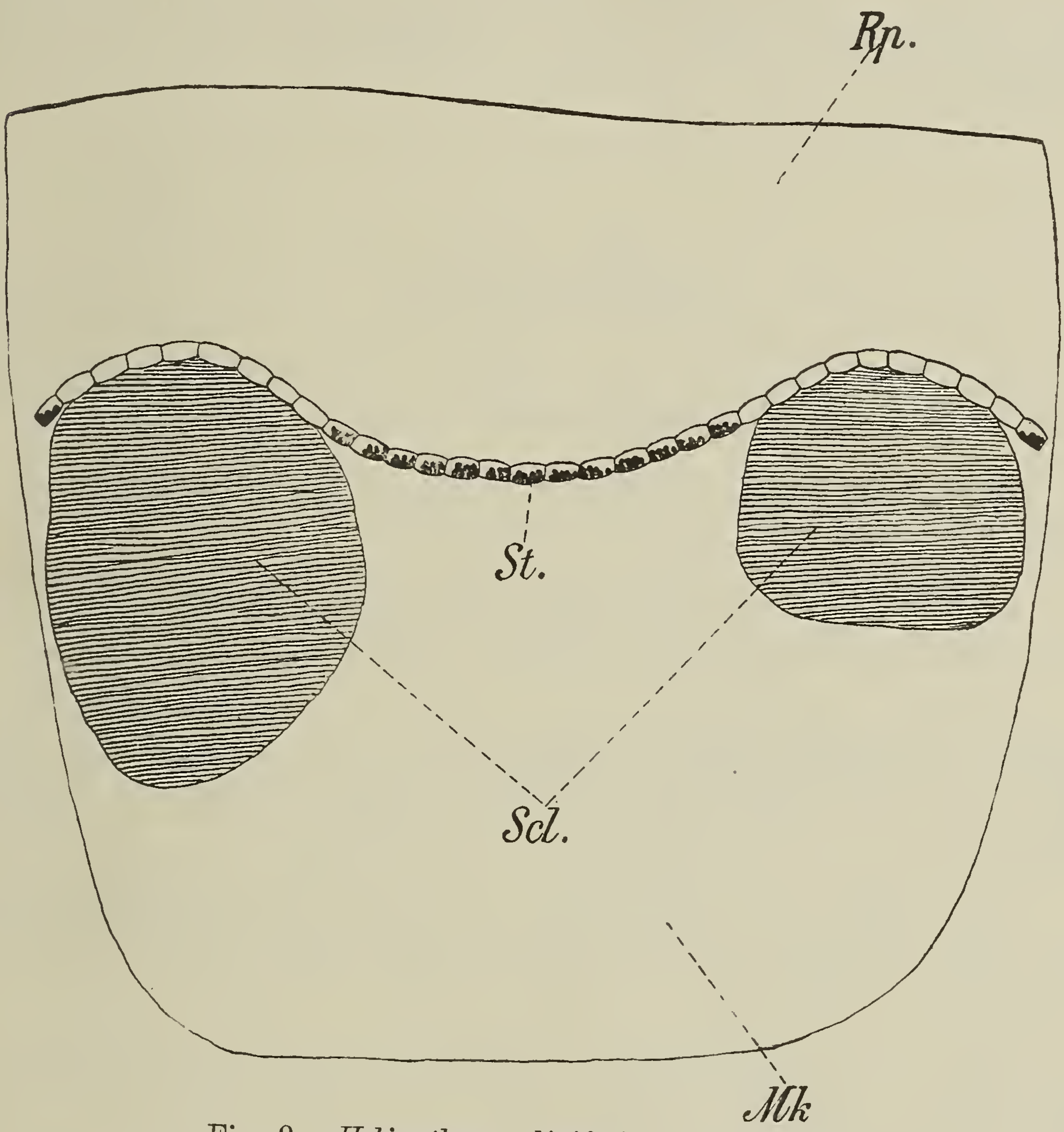


Fig. 9. *Helianthus salicifolius,* Querschnitt.
Scl. = Sclerenchymbündel. *Mk.* = Mark. *St.* = Stärkescheide.
Rp. = Rindenparenchym.

Man kann hier noch Pflanzen anführen, die fast kein Sclerenchym entwickeln, wie z. B. *Portulaca oleracea,* aber trotzdem eine gut ausgebildete Stärkescheide besitzen; *Portulaca oleracea* entleert ihre Stärkescheide sehr spät, erst kurz vor dem Einziehen wird ihr Inhalt aufgebraucht; sie bedarf dieses Materials eben solange, weil kein mechanisches Gewebe ausgebildet wird, ihre Gefäßbündel infolgedessen leicht verletzbar sind.

Am Schluß dieses Kapitels will ich noch auf die Pflanzen mit Gelenkknoten eingehen; bekanntlich tritt in diesen Knoten die Entleerung der Stärkescheide erst sehr spät ein und in ihnen findet auch die geotropische Aufrichtung statt. Wir haben für diese Tatsache die Erklärung darin zu suchen, daß die bezeichneten Stengelteile das Reservematerial lange nötig haben, da sie erst spät mechanisches Gewebe entwickeln; letzteres darf nicht frühzeitig ausgebildet werden, weil sonst eine geotropische Reaktion ausgeschlossen wäre.

Man sieht also, daß bei den verschiedenen Pflanzen die Stärkescheide in verschiedenen Perioden der Entwicklung entleert wird; es hängt dies ganz von der Organisation der betreffenden Gewächse ab.

Zusammenfassung.

Die Stärkescheide ist, wie schon Heine sicher nachgewiesen keine Leitungsbahn für Kohlehydrate.

Sie ist in irgend einer der charakterisierten Formen im höheren Pflanzenreich sehr weit verbreitet.

In physiologischer Hinsicht ist die scharf charakterisierte mit der weniger distinkten Stärkescheide vollkommen gleichwertig.

Wie aus der Entwicklungsgeschichte hervorgeht und wie besonders die Lokalisation der Stärkekappen und Stärkeleisten klar zeigt, steht die Stärkescheide in den meisten Fällen in engster Beziehung zu den Leitungsbahnen der Pflanzen.

Der Inhalt der Stärkescheide ist ein Reservematerial; es kann aber nicht behauptet werden, daß sie das ganze Material zur Ausbildung des mechanischen Gewebes liefert.

Die in der Stärkescheide aufgespeicherte Stärke findet in dringendster Gefahr Verwendung, nämlich bei drohender Zerstörung der Gefäßbündel; erst in zweiter Linie kommt sie als Reservematerial zur Ausbildung des mechanischen Gewebes in Betracht.

Das fast ausnahmslose Auftreten der Stärkescheide in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündel erinnert an die Verteilung gewisser Schutzstoffe.

Literaturverzeichnis.

Bäseke, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. [Diss.] Marburg 1908.

Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation.

Büsgen, Der Honigtau. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1891.)

De Bary, Vergleichende Anatomie. 1877.

Dehnecke, Über nichtassimilierende Chlorophyllkörper. [Diss.] Bonn 1880.

De Vries, Wachstumsgeschichte der Zuckerrübe. (Landw. Jahrb. 1879.)

Eberhard, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Commelinaceen. [Diss.] Göttingen 1900.

Errera, Maistriau, Clautriau, Premières Recherches sur la Localisation et la Signification des Alcaloides. 1887.

Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen. (Pringsh. Jahrb. 1900.)

Fluri, Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. 1908.)

Frank, Lehrbuch der Botanik. 1892.

Haberlandt, Über die Perzeption des geotropischen Reizes. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900.)

— Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1902.)

— Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Pringsh. Jahrb. 1903.)

— Physiologische Pflanzen-Anatomie. 1904.

Heine, Über die physiologische Funktion der Stärkescheide. (Landw. Versuchst. 1888.)

Jost, Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze. (Biol. Ctbl. 1902.)

Kniep, Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. [Diss.] Jena 1904.

Küster, Pathologische Pflanzen-Anatomie. 1903.

Müller, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. (Bot. Ztg. 1906.)

Nägeli, Die Stärkekörner. 1858.

Nemec, Die Stärkescheide der Cucurbitaceen. (Bull. intern. de l'acad. des Sc. de Boh. 1904.)

— Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900.)

Nestler, Der anatomische Bau der Laubblätter der Gattung *Helleborus*. (Nova Acta d. Kaiserl. Leop. Carol. Acad. d. Naturf. Bd. 61.)

Newcombe, Gravitation sensitiveness not confined to apex of root. (Beih. z. Bot. Ctrbl. Bd. XXIV. Heft 1. 1908.)

Peters, Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum*. [Diss.] Rostock 1897.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie. (I. 1897; II. 1904.)

Pfitzer, Über die Schutzscheiden der deutschen Equiseten. (Pringsh. Jahrb. Bd. 6.)

Rywosch, Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. (Bot. Ztg. 1908.)

Sachs, Über das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. 1859.

— Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne. 1859.

— Mikrochemische Untersuchungen. 1862.

— Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. 1863.

Sachs, Über die Keimung des Samens von *Allium Cepa.* 1863.
— Über die Stoffe, welche das Material zum Wachstum der Zellhäute liefern. 1863.
— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.
Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. (Bot. Ztg. 1885.)
Schoute, Die Stelär-Theorie. 1903.
Schröder, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Beih. Bot. Ctbl. 1904.)
Stahl, Pflanzen und Schnecken. 1888.
Strasburger, Die Leitungsbahnen der Pflanzen. 1891. (Bonner Lehrbuch. 1908.)
Tondera, Beiträge zur Kenntnis des funktionellen Wertes der Stärkescheide. (Bull. intern. de l'acad. de Cracovie. Math. Naturw. Cl. 1903.)
Voigt, Lokalisierung des ätherischen Öles in den Geweben der Allium-Arten. 1889.

Die die Statolithentheorie betreffende Literatur ist hier nur zum Teil angegeben.

Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Rosaceenhypanth.

Von

Aug. Hillmann, Kiel.

(Mit 7 Abbildungen im Text.)

Das Problem.

Die Morphologen und Systematiker unter den Botanikern früherer Zeiten nannten zwei oder mehrere Organe „verwachsen", wenn sie an den Teilen, mit denen entsprechende Organe bei andern Pflanzen voneinander getrennt und frei entwickelt erscheinen, organisch zusammenhängen. Es lag ihnen zunächst noch fern, zu fragen, wie eine solche „Verwachsung" zustande kommen kann; die Entwicklungsgeschichte war damals noch ein brachliegendes Feld. Als „verwachsen" bezeichnete man zum Beispiel alle röhrigen und trichterförmigen Kronen und Kelche, den Becher der Rosaceen, alle unterständigen Fruchtknoten (*Symphysogynae* De Candolle's). Eichler hat später dafür den Begriff der „kongenitalen Verwachsung" geprägt. Dieser Meinung stehen gegenüber die Resultate, die man gewann, als die Entwicklungsgeschichte mehr und mehr in den Vordergrund trat. Autoren wie Payer, Sachs, Goebel und andere stellten jetzt eine Verwachsung überhaupt in Abrede. So bekam nun auch das Gebilde des Rosaceenbechers eine neue Deutung, indem man dasselbe als Achsenverbreiterung oder Achsenwucherung und nicht als Verwachsungsprodukt erklärte.

Vergleicht man nun die Anschauung der Ontogonetiker mit der Ansicht der früheren Morphologen und erwägt man, welche Meinung als die einleuchtendere vorzuziehen ist, so wird man erinnern müssen, daß der eine Gesichtspunkt der Ontogonie nicht allein bei der Beurteilung eines Organes berücksichtigt werden darf, sondern auch alle übrigen, besonders die der vergleichenden Anatomie. Daher veranlaßte mich Herr Geheimrat Reinke, zu untersuchen, ob die anatomischen Verhältnisse und besonders der Leitbündelverlauf in dem fraglichen Organ irgend welche Anhaltspunkte zu einer den Tatsachen Rechnung tragenden Einschätzung und der morphologischen Wertigkeit des Organs geben könnte. Die Aufgabe bestand demnach darin, eine Anzahl Becher von Rosaceen verschiedenen Blütenbaues (außer Pomaceen) eingehend zu untersuchen und auch ähnliche Organe aus andern Familien zur Vergleichung heranzuziehen. Bevor ich jedoch zur Darlegung meiner Resultate übergehe und diese zur allgemeinen Schlußfolgerung verwerte, will ich in einer Übersicht die Meinung verschiedener Morphologen über das in Rede stehende Blütengebilde vorführen und dann zu entscheiden versuchen, welche Meinung etwa durch meine eigenen Untersuchungen eine neue Stütze gewinnen könnte.

Linné stellte die Rosaceen in seine 12. Klasse *Icosandria* und charakterisierte sie als Pflanzen mit zweigeschlechtigen Blüten, bei denen 20 oder mehr Staubgefäße und Kronblätter dem Kelchrande eingefügt, mit dem Kelche verwachsen wären. Zum Unterschied von ihnen nahm er in seine 13. Klasse *Polyandria* Pflanzen auf, bei denen die Blüten 20 und mehr freie, dem Blütenboden eingefügte Staubfäden enthielten. Diese Auffassung war klar und einfach und bot die Möglichkeit einer genauen Abgrenzung beider Pflanzengruppen.

Die Ansicht Linnés herrschte lange Zeit hindurch bis gegen die Mitte des vorigen Jahrhunderts. Da fing die Ontogonie an, festen Fuß zu fassen, und bald hatte sie die alte Auffassung ganz verdrängt. Man versuchte, auf dem Wege ontogonetischer Untersuchungen den Charakter der fraglichen Organe zu ermitteln. Der erste Hauptvertreter dieser Richtung war Payer, der in seiner „Organogénie comparée de la fleur“ die Entwicklungsgeschichte der Blüten genau beschrieben hat, einem Buch, das noch jetzt in vieler Beziehung als grundlegend bezeichnet werden darf. Im Gegensatz zu der Auffassung Linnés sagte man jetzt zum Beispiel: Die Rosaceen unterscheiden sich von den Ranunculaceen (abgesehen von der Anordnung der Staubfäden) dadurch, daß bei den ersteren Staubgefäße, Blumen- und Kelchblätter auf der becherförmig verbreiterten Blütenachse aufsitzen, während die Ranunculaceen bei sonst gleichen Verhältnissen eine Blütenachse gewöhnlicher Form aufweisen. Denn man sah bei der Ontogonie der Rosaceen, daß an der Spitze der Achse sich ein ringförmiger Wulst abhebt, der interkalar weiterwächst und in dessen innerer Seite erst sekundär Korolle, Stamina und Karpelle (eventuell Gynophor) sich abgliedern. Folglich mußte das becherförmige Gebilde Achse oder Achsenwucherung genannt werden.

Wie schon bemerkt, gingen Payers Nachfolger Nägeli, Schwendener, Sachs, Goebel, Schumann u. a. dieselbe Bahn. Ich möchte hier nur von denen, die mir als typische Vertreter der Deutung aus der Entwicklungsgeschichte erscheinen, die auf unsere Frage bezüglichen Stellen anführen.

Sachs legt seine Meinung in diesem Punkte folgendermaßen dar: „Bei *Rosa* ist, wie bei *Ficus*, die Innenseite der Urnenwand ein eingestülpter Teil der wirklichen Außenseite der Blütenachse; dem entspricht auch die akropetale Entstehung der Blätter .... Wenn es überhaupt noch eines Beweises für das Gesagte bedarf, so wird er durch die Entwicklungsgeschichte der Blüten des mit *Rosa* nahe verwandten *Geum* geliefert werden. Auch hier erhebt sich . . . . die Blütenachse . . . in Form eines hohen Ringwalles ab. Die Scheitelregion aber, die bei *Rosa* ganz aufhört, sich zu verlängern, erhebt sich hier noch als konischer Körper, der an seinem höchsten Punkte den Scheitelpunkt der Blütenachse trägt. Zur Zeit der Befruchtung schlägt sich die Urne auseinander, ihr Rand wächst so schnell und so stark an Umfang, daß sie sich flach tellerförmig ausbreitet, die Innenfläche zur Oberfläche der Ausbreitung wird und in der Mitte sich der Gynophor als Kegel abhebt. Man sieht, daß die Bildung der Feige, der Hagebutte, des später flachen Blütenbodens von *Geum* auf einer Verschiebung beruht, welche durch starke Wucherung solcher Gewebemassen bedingt ist, die als Zonen unter dem Vegetationspunkt entstanden sind. Von einer Verwachsung kann hier keine Rede sein. Auch die sog. verwachsenblättrigen Blumenkronen und Kelche . . . . . entstehen nicht durch Verwachsung, vielmehr entstehen die Blumen- resp. Kelchblätter auf dem breiten Ende des jungen Blütenstieles als isolierte Protuberanzen in einem Quirl . . . . . Ähnlich ist es auch bei den Staubgefäßen, die man gewöhnlich als verwachsen bezeichnet."

Goebel drückt diese letzte Ansicht noch schärfer aus. Er sagt von Blüten mit verwachsenen Kronen und Staubfäden: „Eine kongenitale Verwachsung existiert hier wie überall für mich nicht, da ich den ganzen Begriff für einen verfehlten halte, denn er ist nichts weiter als eine Umschreibung des Tatbestandes, daß Staub- und Kronblattanlagen als einheitliche Primordien von Anfang erscheinen."

Pfeffer bezeichnet sogar die gamopetalen Kronen eingefügten Stamina (z. B. bei *Primula*) als „bloße Anhängsel" derselben.

Eichler erklärt sich mit den genannten Autoren bezüglich des Hypanths der Rosaceen einverstanden, anerkennt aber eine Verwachsung der verwachsenblättrigen Kronen als ebenso unzweifelhaft. Er hebt dann ausdrücklich hervor, daß es eine schwierige Aufgabe ist, eine Umbildung der Achse von einem kongenital verwachsenen Organ streng zu unterscheiden. Er glaubt, daß beide Formen des Verhaltens tatsächlich vorkommen, daß aber keine scharfe Grenze zwischen beiden existiert; daß bei der epi- und perigynen Blüte die becherförmige Achseneffiguration die Hauptrolle spielt, während verwachsenblättrige Kronen, Staubblätter, die der Krone eingefügt sind, hauptsächlich durch Verwachsung zustande gebracht werden, erscheint ihm außer Zweifel.

Diese Anschauung Eichlers ist im großen und ganzen noch die heutige. Man bezeichnet wohl überwiegend die sympetalen Kronen (und ähnliche Kelche) als verwachsen und die in sie ein- resp. angefügten Stamina ebenfalls als verwachsen. Ein besonderes Beispiel hierfür bieten die Scrofulariaceen, welche die Verwachsung der Stamina mit den Kronblättern in allen möglichen Arten zeigen. Nur einige floristische Werke bedienen sich der Einfachheit halber noch der alten Linnéschen Auffassung.

Gegenüber diesen Ansichten versuchte van Tieghem in seinem Buche: Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur einen Mittelweg einzuschlagen. Er sagt über das Hypanthium der Rosaceen, nachdem er den Leitbündelverlauf im Becher von *Spiraea laevigata* dargelegt hat, folgendes:

„Si, contre toute raison, ou voulait attribuer à cette coupe réceptaculaire une nature axile, il faudrait nécessairement reconnaître la même qualité au tube de la corolle des Primulacées et des Plombaginées, c'est-à-dire admettre l'emboîtement des axes, ce qui est une évidente impossibilité.. Mais si la coupe est appendiculaire et non pas axile, il faut dire aussi que c'est bien à tort qu'on l'a considérée comme étant la base du calice gamosépale, sur la gorge duquel on regardait les autres organes comme insérrés. Cette coupe n'est pas le calice . . . . . C'est un organe complexe, auquel le nom de „coupe réceptaculaire“ convient bien, ... dont l'expression réelle, la signification véritable, est d'être la somme de dix appendices composées.“

Von der Gattung *Rosa* sagt er:

„Chez les Roses, ... il n'y a pas trace d'un axe floral quelconque et la coupe ne diffère des Spirées que par l'enveloppement d'un certain nombre de faisceaux du gynécée dans son parenchyme, qui reporte l'insertion apparente des carpelles correspondants à une certaine hauteur sur sa paroi interne; elle en diffère . . . . par ses vingt faisceaux périphériques, dont les fréquentes bipartitions radiales donnent naissance à de nombreux verticilles de dix étamines chacun.“ (Ungenau, vergl. Rosa. S. 37 f.)

Van Tieghem steht also auf dem Standpunkte, daß das Hypanthium sowohl der eigentlichen Rosen als auch der Spiraeen etc. weder Achsenverbreiterung, Verwachsungsprodukt ist, sondern ein Organkomplex. Mit dieser Ansicht steht er fast allein da. Sie vermochte auch die Achsentheorie nicht zu beeinflussen und wurde von späteren Autoren abgelehnt. Indessen hat van Tieghem durch seine eingehenden anatomischen Untersuchungen bereits die Bahn eingeschlagen, auf der sich viele Forscher nach ihm bewegt haben, die Bahn, auch auf anatomischem Wege die Lösung der Frage zu versuchen und nicht ausschließlich die Resultate ontogonetischer Forschung zu Worte kommen zu lassen.

Wenn nun versucht werden soll, einer Auffassung das Wort zu reden, die sich mehr der alten Blattverwachsungstheorie nähert als der von den Ontogonetikern sowie der von van Tieghem vertretenen Deutung, so ist es wohl selbstverständlich, daß die folgenden Darlegungen nicht für einen Beweis dieser Auffassung gelten wollen, zumal auch keiner der Anhänger der Achsentheorie einen strikten Beweis zu erbringen vermocht hat. Es handelt sich hierbei nur um Deutungen, wobei diejenige Auslegung als die richtige bezw. zweckmäßige erscheint, die die meisten Gründe für sich hat und Merkmalen der verschiedensten Art gleichzeitig gerecht zu werden vermag.

Zuvor aber müssen wir noch fragen: Muß das Hypanthium überhaupt entweder Achse oder Blattverwachsung sein? Kann es nicht ebensogut ein Organ sui generis sein? Es wäre ja allerdings nicht unmöglich, daß der Becher ein Organ besonderer Art wäre; die Ergebnisse der vergleichenden Morphologie lassen aber eine solche Schlußfolgerung keineswegs als nötig erscheinen, weil sie uns mit allen möglichen Formen bekannt machen, welche zwischen dem fraglichen Becher der Rosaceen und Perigonen bezw. Kelchen von typischem Blattbau vermitteln. Das zeigen ja auch die Ansichten der Botaniker der letzten Jahrzehnte. Eine abweichende Ansicht vertritt nur van Tieghem, die mir aber schon deshalb nicht zutreffend erscheint, weil er auf Grund seiner Definition von ‚axe‘ und ‚appendice‘ zu seiner Auffassung gekommen ist, die Begriffsbestimmung jedoch als eine einseitige angesehen werden muß, da sie nur auf der Anatomie beruht.

Eigene Untersuchungen.

Das erste Ziel meiner Arbeit war, die Ontogonie einer Rosaceenblüte klarzulegen, zugleich auf die Entstehungsfolge der Organe zu achten und die Anlage der Leitbündel, deren Verlauf, wie schon gesagt, in erster Linie für meine Schlußfolgerungen verwertet werden sollte, eingehend zu studieren. Die Ergebnisse dieser einleitenden Arbeiten ergaben wenig mehr, als den Arbeiten früherer Autoren bereits entnommen werden kann. Es wurden daher in der Folge vorzugsweise erwachsene Blüten der Untersuchung unterworfen und auf den Leitbündelverlauf hin geprüft.

Es wird angebracht sein, wenn ich zur Orientierung zunächst über die Ontogonie einer Rosaceenblüte berichte — meine Untersuchungen wurden vorzugsweise an *Waldsteinia geoides* Willd. durchgeführt — und hiernach die an erwachsenen Blüten vorgefundenen Verhältnisse beschreibe.

Waldsteinia geoides setzt ihre Blüten sehr früh an. Die Entwicklung ist im wesentlichen dieselbe, wie Payer sie für *Geum urbanum* angegeben hat. In der Achsel einer Hauptbraktee erhebt sich eine kleine Hervorwölbung mit zwei seitlichen Nebenbrakteen. Bei weiterem Wachstum zeigt die Hervorwölbung erst drei, dann fünf Erhebungen, die Anlage der Kelchzipfel. Direkt nach den Kelchzipfeln erscheint der auf Nebenblätter zurückführende Außenkelch. Zu gleicher Zeit hat sich die Zone, auf der die Kelchprotuberanzen sich befinden, ringwallartig in die Höhe gehoben, so daß in der Mitte ein Hohlraum entsteht, in dem sich jedoch bald wieder eine Hervorwölbung, die Anlage des Fruchtknotenträgers und der Fruchtknoten zeigt. In diesem Punkte ist *Waldsteinia geoides* abweichend von *Geum urbanum,* bei dem sich zahlreiche Fruchtknoten als hervorspringende Organe aus dem Gynophor differenzieren, während *Waldsteinia* nur zwei bis drei Fruchtknoten besitzt. Auf der Innenseite des so entstandenen Bechers treten darauf die Anlagen der Korollblätter und Stamina hervor und zwar so, daß die dem Becherrande am nächsten stehenden am frühesten ausgebildet werden und demgemäß am größten sind.

Ähnlich wie bei *Waldsteinia geoides* verlaufen die Embryonalstadien aller Rosaceen. Kann man nun überhaupt allein auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Natur eines bestimmten Organes erkennen?

Dagegen wendet sich van Tieghem mit aller Entschiedenheit. Er behauptet, daß die Ontogonie nur die Reihenfolge der einzelnen Organe feststelle und über die Symmetrie der Blüte zuverlässig Aufschluß gebe, daß dagegen über die Natur der Organe die Anatomie zu entscheiden habe.[1]

Wenn auch van Tieghem sich mit Recht gegen die Ontogonie als den für die Beurteilung von Organen allein maßgebenden Gesichtspunkt wendet, so muß man andrerseits wohl bedenken, daß es ebenso verkehrt wäre, einzig und allein auf Grund der Anatomie über die Natur der Organe zu entscheiden. Beide, Anatomie und Ontogonie, müssen zusammenarbeiten. Es dürfte verkehrt sein, allein auf Grund der Entwicklungsgeschichte ohne weiteres morphologische Deduktionen zu wagen, weil sie hauptsächlich nur die Entwicklung der Organe bis zu einer gewissen Stufe, die Jugendstadien, behandelt und alle diejenigen Qualitäten unberücksichtigt läßt, die erst nach ihrer vollendeten Ausbildung erkannt werden können. In ihren Konsequenzen würde die ontogonetische Ansicht dazu führen, auch die verwachsenblättrigen Kronen als Teile der Achse bezw. Achsenwucherung zu bezeichnen.

Es ist nun klar, daß, wenn man von dem Becher als Verwachsungsprodukt redet, die Verwachsung eine kongenitale sein muß. Wie die Ontogonetiker darüber denken, haben wir oben gehört. Ich möchte einen Augenblick bei dem Begriff der kongenitalen Verwachsung verweilen, weil er für unsere Betrachtung sehr wichtig ist. Nach Velenovský müssen wir uns die kongenitale Verwachsung so vorstellen, daß ursprünglich freie (Blüten-) Teile im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zusammenwuchsen, eine Eigenschaft, die allmählich stabil und erblich wurde. Nach Čelakovský, dessen Meinung ich mich vollkommen anschließe, besteht ihr Wesen in folgenden zwei Sätzen:

„1. Kongenitale Verwachsung ist nur möglich zwischen zwei oder mehreren Organen oder Pflanzenteilen, welche schon ursprünglich mit gewissen Teilen ihres Körpers, z. B. mit ihrem Grunde, organisch zusammenhängen.

---

[1] Van Tieghem vergleicht die Ontogonetiker mit oberflächlichen Beobachtern und führt als Beweis ein Beispiel an, das Payer in seiner ‚Ontogénie‘ gebraucht. Payer sagt ungefähr: So wie ein an einen Berg gebautes Haus verschieden hohe Seitenmauern hat, insofern die nach dem Berge gerichteten die niedrigsten sind, so sind auch die Staubgefäße an den Becher nicht angewachsen, sondern „angeleimt“ (soudées), besitzen gleichsam eine kurze und lange Seite. Dagegen wendet van Tieghem ein, daß bei einem an den Berg gebauten Haus aber tatsächlich alle Mauern gleich hoch sind, daß nur bei oberflächlicher Betrachtung die dem Berg zugekehrte Mauer kürzer erscheint, weil sie weniger weit aus dem Boden herausragt.

2. Kongenitale Verwachsung besteht in dem gemeinsamen Wachstum (Vereintwachstum) zweier (oder mehrerer) Pflanzenglieder an jener Stelle, wo sie bereits anfänglich zusammenhängen, und zwar in der verlängerten Richtung der sie trennenden Grenzfläche.“ (Bei dieser Auffassung kommt auch die Entwicklungsgeschichte zu ihrem Recht.)

Bei Sympetalen erheben sich also die ersten Anlagen der Blätter getrennt auf dem Blütenboden. In kurzer Zeit verbreitern sich die Basen der Blütenblätter nach beiden Seiten, bis sie auf der Achse im Winkel zusammenstoßen. Dann erhebt sich aus der Achse eine ringwallähnliche Wucherung, welche die bisher freien Anlagen emporhebt. Sie entwickelt sich dann zu dem verschieden gestalteten unteren Teile der Blumenkrone mit den Staubgefäßen, deren Zipfel oder Zähne von der emporgehobenen freien Anlage gebildet werden. Soweit die Entwicklungsgeschichte, mit deren Konstatierung sich die Ontogenetiker begnügen und aus der sie schließen, daß keine Verwachsung dabei im Spiele ist. Wir müssen zunächst etwas näher auf die Frage eingehen, als was für ein Organ der angeführte Gewebewall zu betrachten ist oder von welchem Organ er einen Teil darstellt.

Nach Čelakovský entstehen bei sympetalen Kronen die höckerförmigen Blattanlagen durch Wachstum und Zellteilung in der subepidermalen Schicht (im Periblem) der Blütenachse. Die Verbreiterung der sich erhebenden Blattbasen auf der Achse geschieht durch eine beiderseits, nach rechts und links fortschreitende Beteiligung des Periblems an der Zellvermehrung, also durch eine Verbreiterung der in der Achse enthaltenen Zellbildungsherde, die als endogene, der weiteren Emporhebung über die Achsenoberfläche fähige Basen der Blütenblätter zu betrachten sind. Wenn die Blatthöcker mit ihren ausgegliederten Basen zusammenstoßen, vereinigen sich die innern Zellbildungsherde zu einer Ringzone und damit ist der für die kongenitale Verwachsung notwendige Zusammenhang aller Blätter des Zyklus hergestellt. Durch nachfolgendes Wachstum der in der Ringzone zusammenhängenden Basen der jungen Blütenblätter entsteht der Ringwall.

Nach dem Gesagten halte ich es für eine berechtigte Annahme, daß der Ringwall tatsächlich Verwachsungsprodukt ist.

Ähnliches gilt offenbar auch für den Kelch, welcher bald aus bis zum Grunde getrennten Blättchen besteht, bald eine Röhren- und dergleichen Form mit Zipfeln besitzt, der andrerseits aber auch Staubfäden und Corollblätter in seiner Innenfläche eingefügt trägt *(Lythrum)*, auch bisweilen bis zum Grunde in seine Komponenten aufgelöst ist. Nimmt man einmal einen gamosepalen Kelch als verwachsen an, so ist aber auch die Annahme einer kongenitalen Verwachsung in Gebilden wie der Becher der Pruneen etc. zulässig, obwohl es vielleicht im ersten Augenblick befremdlich erscheinen könnte, wenn ich ohne weiteres das Hypanth mit einem verwachsenblättrigen Kelch vergleiche.

Wir werden später zu diskutieren haben, ob die Ergebnisse meiner vergleichend-anatomischen Untersuchungen auf die hier berührten anatomischen Fragen einiges Licht zu werfen imstande sind.

Beschreibung der untersuchten Pflanzenarten.

Vorbemerkungen.

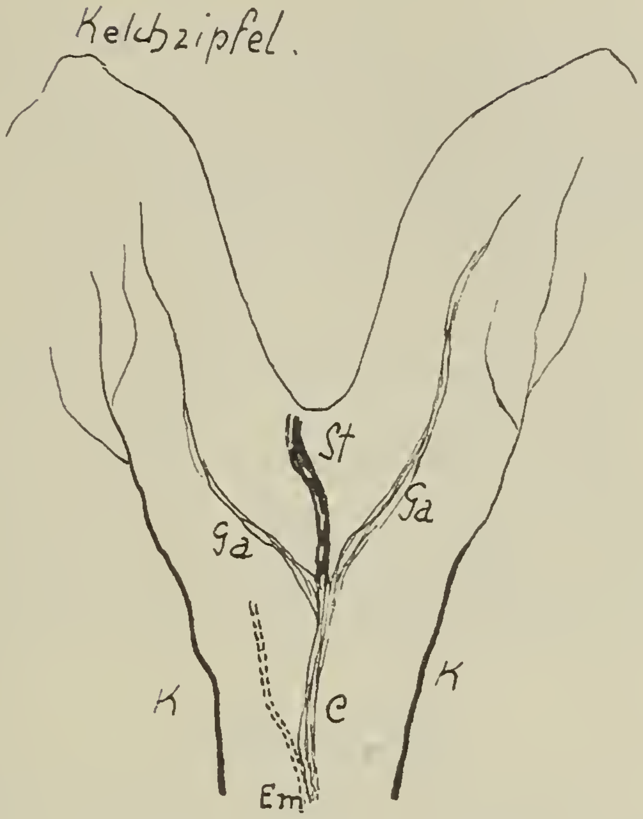
1. Die Aufgabe des nachfolgenden Hauptteiles meiner Arbeit soll es sein, über den Leitbündelverlauf im Hypanthium zahlreicher Rosaceenblüten Aufschluß zu geben. Ich habe während meiner Untersuchungen nicht nur den bei dem Aufbau des Bechers irgendwie beteiligten Organen, sondern allen Teilen der Blüte meine Aufmerksamkeit geschenkt, so daß bei der vorliegenden Wiedergabe meiner Resultate auch viele bisher unbekannte Einzelheiten aus der Anatomie der Rosaceenblüte zur Sprache kommen werden, welche für unsere Hauptfrage nach der Natur des Hypanths keine Beiträge zu liefern vermögen.

Ich gebe zunächst eine Beschreibung der bei den verschiedenen Gattungen und Arten vorgefundenen anatomischen Verhältnisse und werde dann auf die Hypanthfrage zurückkommen, indem ich gleichzeitig die anatomischen Ergebnisse der vergleichenden Untersuchung der Rosaceenblüte mitteile.

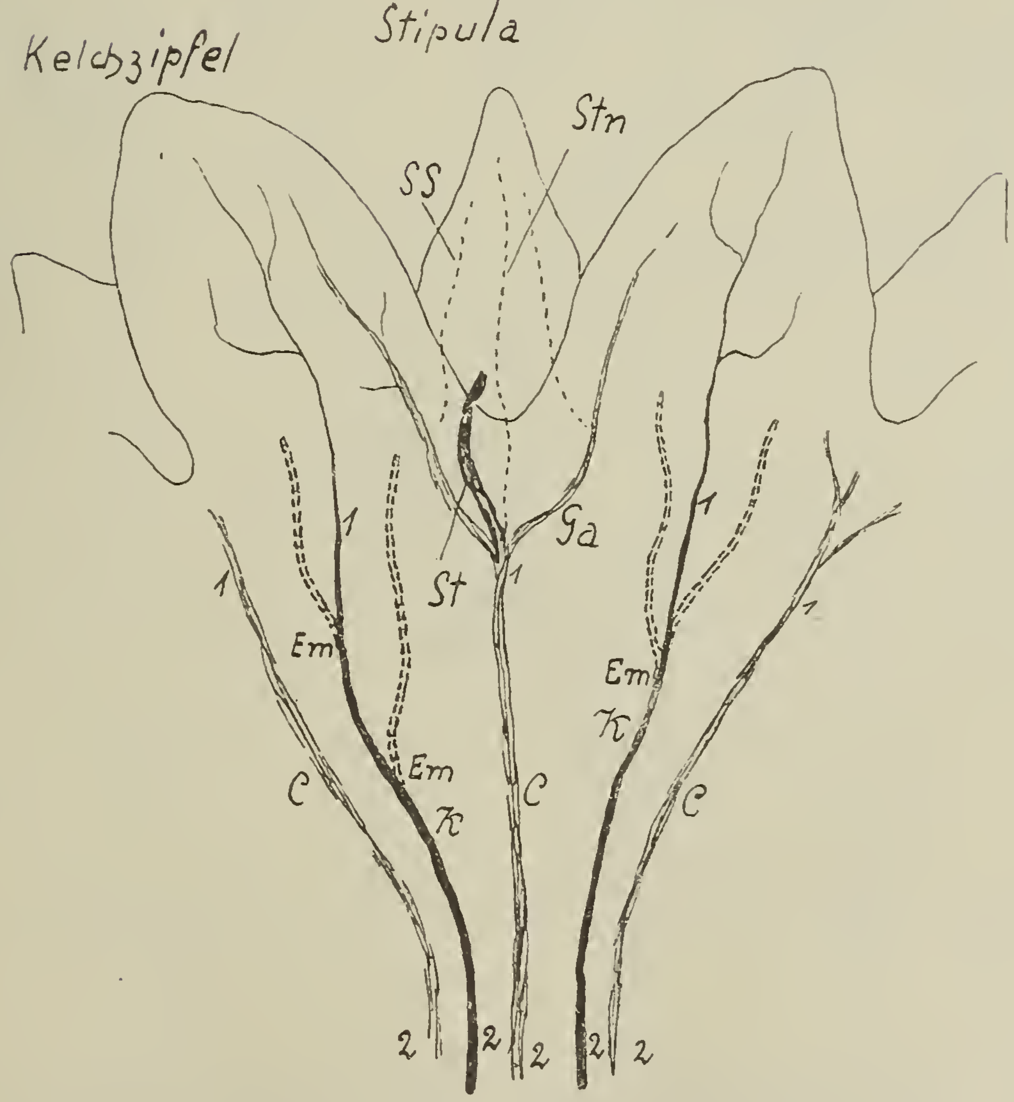
2. Der Abkürzung halber habe ich einzelnen Leitbündeln, hauptsächlich des Bechers, besondere Namen beigelegt. Ich nenne diejenigen Nerven, die vom Blütenstiel aus ihren Weg nach den Kronblättern nehmen, Corollnerven (*C 1—2*)[1] und im Gegensatz dazu die nach den Kelchzipfeln verlaufenden Kelchnerven (*K 1—2*)[1]. Die Namen sind also nicht gleichbedeutend mit Nerven der Corollblätter oder Kelchblattnerven, worunter ich die ganze Nervatur der betreffenden Blütenteile verstehe. Ferner unterscheide ich den Stipularnerv (*Stn*, in der nebenstehenden Figur punktiert), die Fortsetzung des Corollnerven in den Außenkelch. Zweigt sich unter der Ansatzstelle der Kronblätter noch jederseits ein Nerv ab, der in die Kelchzipfel tritt, was zumeist der Fall ist, besonders bei Stipularbildung, so mögen diese Gabeläste *(Ga)* genannt werden. Falls sie Nerven in die Stipulae abgeben, so heißen diese Seitennerven der Stipulae (*SS*, in der Abbildung ebenfalls punktiert). Der kurze, gewöhnlich relativ dicke Bündelstrang (*St*), der sich in die Kronblätter fortsetzt und dann ausbreitet, ist der Stumpf des Corollnerven. Fehlen die Gabeläste, so wende ich diese Bezeichnung nicht an, da der untere Begrenzungspunkt des Stumpfes die Abzweigungsstelle der Gabeläste bildet. Unter Emergenz-, Verwachsungs- oder Insertionsstelle der Staminalnerven (in der Figur doppelt punktiert) verstehe ich die Stelle, wo das Bündel des Staubgefäßes deutlich von den Hauptnerven — Gesamtheit der Kelch- und Corollnerven — gesondert erscheint.

---

[1] Die Zahlen bedeuten Anfang und Ende des betreffenden Nervs.


Kelchzipfel.
St
Ga
Ga
K
C
K
Em

Stipula nicht vorhanden.


Kelchzipfel
Stipula
Stn
SS
Ga
St
1
1
1
1
1
1
Em
Em
Em
C
K
C
K
C
2
2
2
2
2

Stipula vorhanden.

Fig. 1.

Es ist selbstverständlich, daß diese Namengebung eine willkürliche ist.

3. Die Blüten folgender Pflanzen wurden untersucht: *Geum rivale, Geum macrophyllum, Geum urbanum, Potentilla micrantha, Potentilla rupestris, Waldsteinia geoides, Sibbaldia procumbens, Fragaria vesca, Comarum palustre,* Rubusarten, *Dryas octopetala, Alchemilla alpina, Alchemilla vulgaris, Alchemilla vulgaris* var. *subsericea* Good. Gree., *Prunus armeniaca, Prunus avium, Prunus domestica, Prunus mahaleb, Prunus laurocerasus, Amygdalus nana, Amygdalus communis, Ulmaria filipendula, Ulmaria palmata, Spiraea opulifolia, Exochorda Alberti, Gillenia trifoliata,* Rosaarten. Zum Vergleich wurde noch *Lythrum salicaria* berücksichtigt.

4. Die Untersuchungen wurden in der Weise vorgenommen, daß die Hypanthe der Blüten halbiert, in Chloralhydrat aufgehellt und unter dem Stereoskopmikroskop betrachtet wurden.

Geum rivale.

Der Becher ist gewölbt, bucklig, äußerlich nur durch dunklere Färbung von den Kelchzipfeln abgesetzt. Die drüsig behaarte Epidermis ist leicht abziehbar. Drüsen der Härchen rot. Die Becherwand ist fast überall gleich dick, nur die direkt über dem Blütenstiel gelegene Zone derselben ist dünner, was schon nach Abtrennung der Epidermis deutlich zu sehen ist. Eine verhältnismäßig ausgewachsene, etwa einige Tage vor dem Aufblühen begriffene Knospe zeigt äußerst zarte Ausbildung der Staminalleitbündel, ferner die im Entstehen begriffenen Leitbündel der gestielten Achsenprominenz. Relativ stark sind die Kelch- und Corollnerven. Die Emergenzzone der Stamina ist ziemlich breit, aber streng begrenzt. Die untere Begrenzungslinie bildet der obere Rand der erwähnten Einschnürung des Bechers. Da die Stamina sehr dicht stehen, so entsteht ein kompliziertes Leitbündelnetz in dieser Zone. Die Staminalbündel erscheinen an ihrer unteren Umbiegungsstelle eigentümlich verbreitert, zuweilen sogar verdoppelt. Die Zahl der an den Coroll- und Kelchnerven inserierten Staubblattnerven schwankt. In drei Blüten fand ich folgendes Verhältnis (die wenigen blind endenden Staminalbündel wurden nicht mitgezählt):

an den Corollnerv.:	an den Kelchnerv.:	an den Corollnerv.:	an den Kelchnerv.:	an den Corollnerv.:	an den Kelchnerv.:
10	9	9	8	8	9
11	9	7	10	10	7
10	9	9	6	9	11
10	7	11	12	7	11
11	9	14	13	12	9

Daß Staubgefäßbündel durch den ganzen Becher hindurchlaufen und sich erst im Blütenstiel mit einem andern Bündel vereinen, kommt nur hin und wieder vor. In jüngern, gerade im Aufblühen begriffenen Blüten sah ich Staubfädenbündel dieser Art mehrfach nach unten blind endigen. Die Anordnung der Stamina ist schwer festzustellen. Bei *Geum rivale* allein beobachtete ich auch, daß Staminalbündel direkt, sogar zu mehreren, an den Stümpfen der Corollblätter inseriert waren; die Stümpfe fanden dann erst sehr tief an den Corollnerven ihren Ansatz und waren stärker ausgebildet als diese. Eine Anzahl von Staubblattbündeln endet in der dünnwandigen Zone blind mit verdicktem und verbreitertem Ende.[1]) Die Ansatzverhältnisse der Staubfadenbündel sind gewöhnlich derart, daß die in direkter Nähe der zehn Hauptnerven stehenden der Reihe nach inseriert sind, d. h. die äußersten zu

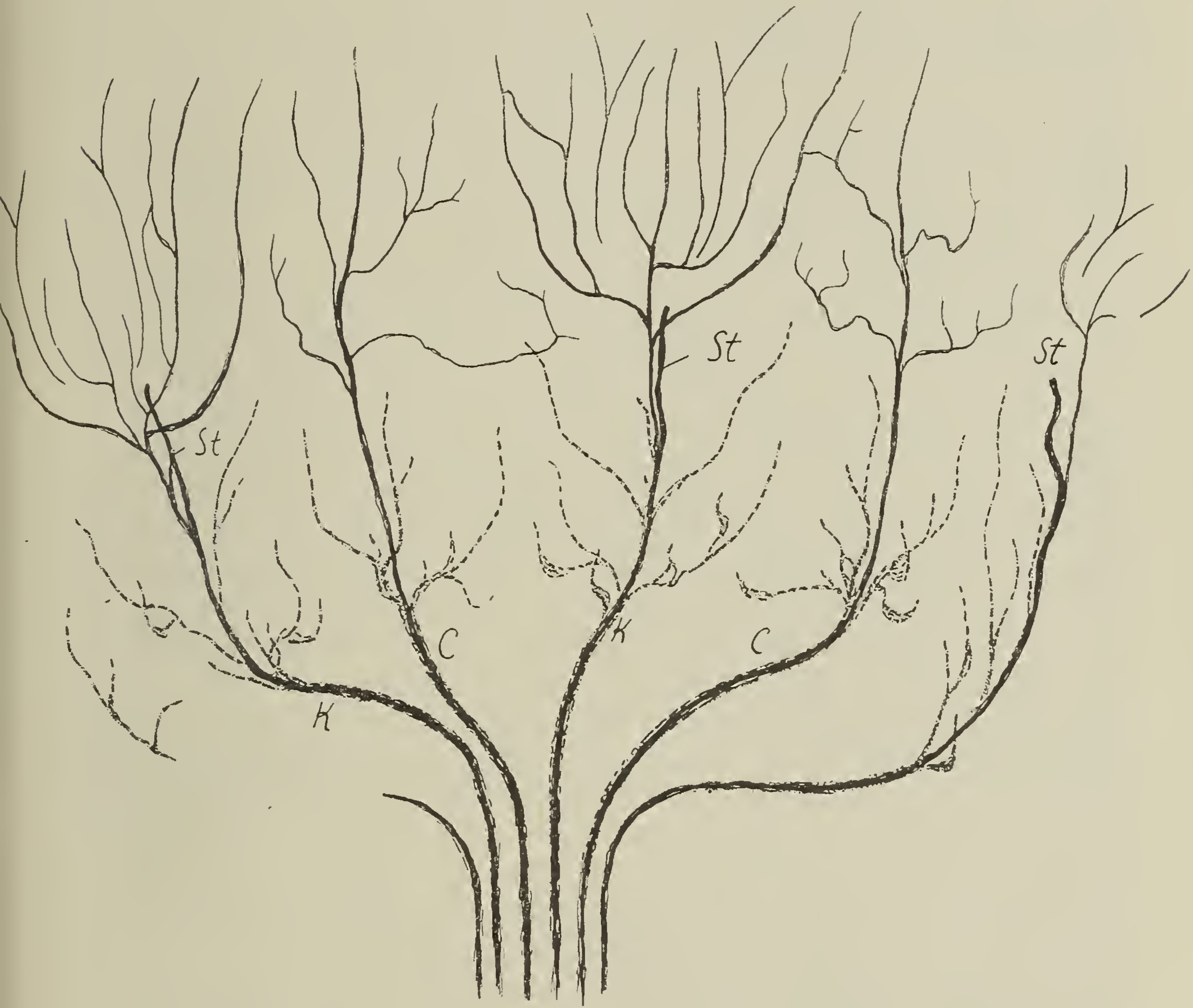


Fig. 2.

Geum rivale,
Bündel einer Hypanthhälfte, von außen gesehen. Staminalnerven punktiert.
K Kelchnerven, *C* Corollnerven, *St* Stumpf des Corollnerven.

---

[1]) Es scheint, daß diese Tatsache auf mechanische Einwirkung der verschmälerten Zone zurückgeht, indem diese den Durchtritt vieler Staubfadennerven nach dem Stiel hin (vergl. *Geum macrophyllum!*) nicht gestattet. Möglicherweise beruht auch die erwähnte Verbreiterung der Staubfadennervbasen (siehe d. Fig.) und die noch nicht sicher festgestellte Anordnung der zahlreichen Stamina im letzten Grunde auf der Verschmälerung des Bechergrundes.

oberst, die innersten zu unterst. Die andern, weiter entfernt ansitzenden senden ihre Bündel in größerem oder kleinerem Bogen nach unten und finden auch am tiefsten ihren Ansatz. Ein Unterschied zwischen Coroll- und Kelchnerven, wie wir ihn in andern Blüten finden, daß z. B. die an den Kelchnerven ansitzenden Staminalbündel tiefer herabreichen als die der Corollnerven, kommt nicht vor. Eine Gabelung der Corollnerven in ihrem obern Teile findet statt, aber bei weitem nicht so auffallend und hervortretend wie z. B. bei *Prunus armeniaca*. Jeder Gabelast teilt sich dann gewöhnlich noch mehreremal und läuft dann längs des Randes eines Kelchlappens hin. Die Außenkelchblättchen sind mit drei Bündeln ausgestattet. Die Nerven der Kronblätter breiten sich kurz nach dem Eintritt in den langen Kronblattnagel fächerartig aus, ohne daß jedoch der in einer kleinen Vertiefung sitzende Nagel mit Nebennerven besonders versehen wäre.

Die Leitbündel der Achsenprominenz, die in dem Blütenstiel den zehn Hauptnerven an Stärke fast gleichkommen, verzweigen sich über der Vorwölbung gegenüber der Ansatzstelle des Bechers in zahlreiche Äste, die nun parallel und dicht nebeneinander her nahe dem äußeren Rande durch den Prominenzstiel laufen, um dann in das eigentliche Fruchtköpfchen einzutreten. Hier sind die Bündel etwas dicker ausgebildet, besonders im oberen Teil, und Anastomosen sind häufig. Die Fruchtblätter werden von 3 Nerven versorgt. Der eine läuft auf ihrer nach außen gekehrten Seite und tritt in den Griffel, der zweite auf der dem Fruchtköpfchen zugekehrten Seite. Sofort nach Eintritt in den Fruchtknoten teilt er sich in zwei Arme, und einer dieser trägt dann den vierten Nerv, der sich an das eine Ovulum anlehnt. (Das zweite Ovulum verkümmert sehr früh.) Letzterer nimmt nie an einer andern Stelle seinen Ursprung. In der untern Region des Fruchtköpfchens vereinigen sich die Bündel der Vorder- und Rückseite eines Fruchtblattes in seinem kurzen Stiel zu einem einzigen und sitzen so gemeinsam an einem Achsenbündel an. In höheren Regionen vereinigen sie sich häufig aber nicht mehr, sondern die Nerven beider Seiten sitzen entweder gesondert an oder die vorderen Bündel vereinigen sich mit dem Bündel der Rückseite des nächst höheren Fruchtblattes und setzen sich so an ein Achsenbündel an.

Querschnitte durch den Stengel unter der Blüte, sowie aufwärts durch den Gynophorstiel und das Fruchtköpfchen ergaben folgendes:

Im Stengel: Unregelmäßige Anzahl von Bündeln verschiedener Dicke. Eine bestimmte Anzahl jedoch von gleicher Größe. (Zehn von letzteren sind die Coroll- und Kelchnerven.)

Direkt unter dem Becheransatz: Einige, besonders nach innen gelegene Bündel haben an Dicke zugenommen, zeigen im übrigen aber große Unregelmäßigkeiten. Eine Anzahl gleichgroßer Bündel ist näher nach der Peripherie gerückt. (Letztere sind Kelch- und Corollnerven; die Unregelmäßigkeiten rühren daher, daß die Prominenznerven an dieser Stelle an Dicke und Anzahl der Teilungen verschieden sind.)

In der Ansatzstelle des Bechers: 10 Leitbündel treten in den Becher über, während die dem Gynophor zustrebenden bedeutend an Zahl zugenommen haben.

Im Gynophorstiel ist Lage und Zahl der dünner werdenden Leitbündel ziemlich konstant. In seinem obern Teile treten einige Bündel aus der bis dahin regelmäßig innegehaltenen Kreislinie heraus. Es sind die in die untersten Carpelle verlaufenden Bündel. Der Nervenkreis wird zugleich immer unregelmäßiger. Bald folgt wieder eine Anzahl, die aus dem Kreise heraustritt, während von den Nerven der untersten Fruchtblätter nichts mehr zu sehen ist und so fort bis zur Spitze des Gynophors.

In den einzelnen eben beschriebenen Stengelteilen macht auch das die Bündel umgebende sklerenchymatische Gewebe Veränderungen durch. Im Stengel hinter jedem Leitbündel gelagert, verbinden sich die einzelnen Sklerenchymkomplexe untereinander durch sklerenchymatische Zellen mit weitem Lumen. Im Gynophorstiel ist ein fast überall gleichstarker Sklerenchymring vorhanden, der weiter nach oben wieder an Stärke abnimmt.

Da wir später bei der Diskussion der Hauptfrage nach der Natur des Rosaceenbechers auf die Morphologie und Entwicklung des Bechers einzugehen haben, mag besonders über den Gynophor dieser Art noch folgendes bemerkt sein: Nach der Bestäubung tritt als wichtigste Veränderung in der Blüte die Verlängerung des Gynophorstieles ein, der für *Geum rivale* charakteristisch ist. Hat der Gynophorstiel seine volle Größe erreicht, so ist auch schon der Becher, der wie ein Kragen absteht, vertrocknet und abgestorben. Die Bündel im Gynophor haben an Dicke zugenommen. Die Hauptstreckung geht in dem Stiel vor sich, während das Fruchtköpfchen annähernd dieselbe Größe behält.

Geum macrophyllum.

Der Becher ist äußerlich von den zurückgeschlagenen Kelchzipfeln fast ganz verdeckt. Er besitzt ausgesprochene Glockenform. Die Ausbuchtungen werden jedoch im Gegensatz zu *Geum rivale* nicht durch Verschmälerung der Becherwand hervorgerufen. Im Innern des Hypanths verläuft ein Kragen, ähnlich dem in *Waldsteinia,* der sich direkt unter der äußeren Ansatzstelle der Stamina hinzieht. Die ringförmige Zone, auf der die Staubgefäße stehen, ist schmaler als die von *Geum rivale.* Die Achsenprominienz ist ohne Stiel.

Die für *Geum rivale* charakteristische Verbreiterung der Staminalbündel, besonders der inneren, fehlt ganz oder ist nur andeutungsweise vorhanden. Die Coroll- und Kelchnerven sind annähernd gleichstark. Die Anzahl der von beiden getragenen Stamina werde durch folgende zwei Beispiele veranschaulicht:

an den Corolln.	an den Kelchn.	an den Corolln.	an den Kelchn.
6 (2)	8 (3)	3	6
3 (2)	3	7	5
5 (3)	3 resp. 4 (2 resp. 3)	7 (2)	6
5	5	6 (2)	8
2 (3)	4 (4)	6	4

Die Zahlen in Klammern deuten an, daß zwischen Kelch- und Corollnerven Staminalbündel verlaufen, die an keinen von beiden Anschluß haben, sondern direkt nach unten ihren Weg nehmen und entweder an den Schlingen der Achsenprominenznerven oder an den Stielbündeln inseriert sind. Im Gegensatz zu *Geum rivale* kommt dies sehr häufig vor. Nie aber läuft ein einzelnes Staubgefäß isoliert hinab, sondern stets haben sich mehrere in der Gegend des Kragens vereinigt und bilden dann ein einziges, ohne weitere Bogen herablaufendes Leitbündel. Mitunter gehört ein Staubgefäß zwei Bechernerven an, indem sein Leitbündel unten sich spaltet und jeder Teil an einen Hauptnerv ansetzt. Daß Staubblattbündel an Stümpfen der Corollnerven angewachsen waren, wurde nicht beobachtet. Dagegen sind häufig an Staminalnerven Kelchblattbündel angesetzt, die erstere an Stärke nicht übertreffen. Der Becher ist bis zum Kragen frei von Nebennerven. Die wenigen zarten Bündel, die über der Emergenzzone der Staubblätter von den Kelchnerven abgehen, wenden sich immer nach oben und verlaufen nie senkrecht zu den Hauptbündeln.

Die Stipulae sind bald länger, bald kürzer, bald fehlen sie. Demgemäß ändert sich der Leitbündelverlauf an dieser Stelle. Die ungestielte Achsenprominenz verhält sich der Hauptsache nach wie die bei *Geum rivale.* Die Vorwölbung der Prominenznerven an der Ansatzstelle des Bechers ist flach. Ihre erste Teilung hat sich bereits weit unter dieser Stelle vollzogen. In der Höhe der Ansatzstelle des Hypanths beginnen die einzelnen Äste abermals eine Teilung, diesmal aber viel reichlicher. In einer halbierten Prominenz zählte ich etwa 50 Äste. In andern Blüten war die Verzweigung so, daß man einzelne Bündel überhaupt nicht unterscheiden konnte. Die Fruchtblätter gleichen bezüglich ihrer Innervierung denen von *Geum rivale.* Die Ansatzstelle der untersten liegt in der Ansatzgegend des Bechers. Gemeiniglich sind die in die Carpelle tretenden Nerven etwas länger als die bei *Geum rivale*, und es kommt seltener vor, daß sich die Bündel der Vorderseite des Fruchtknotens mit denen der Rückseite nicht vereinen.

Geum urbanum.

Das Hypanth ist wie bei *Geum macrophyllum*, nach unten zu sind seine Wände etwas verschmälert. Die Nervatur ist von der der vorigen Arten abweichend, indem selten unverwachsene Staminalleitbündel vorkommen und die Stränge nicht in der für *Geum rivale* charakteristischen Anordnung verlaufen, auch jegliche Verbreiterung in ihrem unteren Teile fehlt. Ein Gynophorstiel ist nicht vorhanden.

Potentilla micrantha.

Bei *Potentilla micrantha* ist der Kelch zehnspaltig, die fünf äußeren Zipfel sind an Größe den fünf inneren fast gleich. Die Kornblätter sind so lang oder etwas kürzer als der Kelch, länglich, verkehrt herzförmig, blendend weiß, von dem dunkelpurpurroten Blüteninnern sehr abstechend. Staubfäden flach, abgestutzt, mit fast gleich breiten Antheren, an der Spitze zusammengeneigt und einen Kegel bildend.

Die Corollenblätter sind ausgezeichnet durch zahlreiche starke Nervenanastomosen, die das Blatt in eine Menge ungleichartiger Vier- und Vielecke teilen.

Die Corollnerven tragen meist nur ein Staubgefäß, dessen Ansatzstelle verhältnismäßig hoch liegt. Die Kelchnerven sind dementsprechend mit mehr Staubgefäßen ausgerüstet, deren Ansatzpunkt relativ weit unten, d. h. in dem unteren Drittel des Bechers liegt. Häufig finden Staubgefäßnerven ganz unten im Bechergrunde Anschluß. Anastomosen, sowohl der Kelchnerven mit den Corollnerven, als auch der Staubfadenstränge mit diesen kommen vor. Die Corollnerven sind, abgesehen von diesen Anastomosen, ohne Verästelungen, die der Kelchnerven beginnen in der obern Becherhälfte.

Auffallend kann die Anordnung der Leitbündel an der Ecke zweier benachbarter Kelchzipfel (von denen also einer dem äußeren, einer dem inneren Kreise angehört) erscheinen. Die Corollnerven gabeln sich nämlich nicht in der gewöhnlichen Weise, sondern die Seitenpartien zweier benachbarter Kelchzipfel werden durch einen dicken Strang versorgt, der mit den Hauptnerven nur durch schwache Anastomosen in Verbindung steht, also fast ganz isoliert daliegt. Er verläuft zuerst an der Seite des inneren Zipfels, dreht sich dann unter dessen Ansatzstelle nach hinten und tritt in den äußeren Kelchzipfel, um sich an dessen Rande wieder zu verzweigen. An der Biegungsstelle nimmt zuweilen noch ein anderer Nerv seinen Ursprung.

Interessant ist, daß die fünf äußeren Kelchzipfel, ihrer stipulären Natur entsprechend, eine wesentlich andere Nervatur zeigen als die fünf inneren, die dieselbe Größe besitzen. Fast alle Bündel laufen einander parallel durch den Zipfel und stehen nur durch zarte Verbindungsnerven in Zusammenhang. Die inneren Kelchlappen besitzen die für die Kronblätter charakteristische Anordnung der Leitbündel, besonders in ihrem oberen Teile. Auch die eben beschriebenen, je zwei Kelchzipfelseiten miteinander verbindenden Stränge folgen dieser Anordnung, indem sie in den inneren Zipfeln mit deren Mittelnerv sich verbinden, in dem äußeren dagegen dem Mittelnerv parallel laufen.

Fälle, in welchen die Staubfädenbündel erst im Stiel Anschluß finden, kamen vor, desgleichen setzten einige an den Schlingen der Achsenprominenz an.

Die Achsenprominenz ist, wie bei den Potentilleen überhaupt, schwach ausgebildet. Ihre Nerven, die sich an die des Blütenstieles früher oder später anschließen, biegen sich an der Ansatzstelle des Bechers fast rechtwinklig nach innen und teilen sich dabei häufig in drei Äste, die sich ihrerseits wieder auswärts biegen und in die Fruchtblätter verlaufen. In jedem Carpell teilt sich der eintretende Nerv wieder, zwei Äste steigen nach oben, einer legt sich an das Ovulum an. Ist die Postfloration eingetreten und hat der Gynophor seine volle Größe erreicht, so zeigen seine Bündel im wesentlichen dasselbe Bild wie vorher, nur sind sie viel stärker ausgebildet, die Schleifen sind ein wenig verlängert, Anastomosen in der Schleifengegend sind zahlreich, die nach den Früchtchen abgehenden Nerven sind in ihrem obern Teile nicht verzweigt.

Eigentümlich ist, daß hier kein Leitbündel durchweg gleich stark ist, sondern häufig unterbrochen, so daß sie aus kleinen Stückchen kettenartig zusammengesetzt erscheinen.

Potentilla rupestris.

Der schwach ausgebildete, flache Becher zeigt auf der Außenseite in der Verlängerung der Kalikulusblättchen stark hervortretende Rippen. Im Blüteninnern stehen die Staubgefäße mit ihren verdickten Basen auf einem schmalen Wulst, der durch Einbuchtungen vor den Kelchzipfeln die Form eines Sternes hat. Die Corollblätter sitzen in einer kleinen Vertiefung zwischen zwei Staubfäden an.

Die Anatomie der Blüte zeigt ungewöhnlich breit ausgebildete Leitbündel; besonders gilt das von den Corollnerven. Die Kelchzipfel besitzen im Gegensatz zu *Geum* zahlreiche Stränge. Trotz der starken Ausbildung der Hauptnerven laufen zwei Drittel der gesamten Staminalnerven den ganzen Becher hinab zu den Schlingen der Achsenprominenz, die ihrerseits zu den Carpellen gehen. Nur ein Drittel findet an den Hauptnerven Anschluß, und zwar liegen die Emergenzpunkte bei Coroll- und Kelchnerven auf gleicher Höhe. Einzelne Staminalleitbündel winden sich durch das Gewirr im Bechergrunde hindurch und finden ihren Anschluß an einem Stielbündel. Andere vereinigen sich untereinander zu gemeinsamem Anschluß. Die Schlingen der Achsenprominenz rücken weit in den Becher hinauf, zerteilen sich, biegen dann im scharfen Bogen wieder um und laufen dann in den ansehnlich ausgebildeten Gynophor. Die Gabelung der Corollnerven tritt erst am obern Rande des Hypanths auf.

Waldsteinia geoides.

Die Pflanze besitzt ziemlich große, lang und dünn gestielte Blüten. Nebenblattkelch schmal, fast linealisch, meist halb so lang als die lanzettlich-spitzen Kelchzipfel. Die Blumenblätter sind breit, verkehrt eiförmig, erheblich länger als die Kelchblätter. Ihre Basis trägt eine eigentümliche Ligularbildung in Form eines kleinen, 2 mm langen Blättchens mit herzförmig ausgeschnittener Spitze und verschmälerter Basis. Anatomisch unterscheiden sie sich von den Kronblättern gar nicht.[1]) Eigentümlicherweise treten diese für *Waldsteinia geoides* biologisch so bedeutsamen Organe bei ihren nächsten Verwandten nicht einmal in rudimentärer Andeutung auf. Staubgefäße sind 30—40 vorhanden, die in vier zehngliedrigen Kreisen stehen, doch innwärts mit häufigen Unregelmäßigkeiten. Baillon gibt für 30 Stamina die Anordnung: Fünf, die jedes vor einem Kelchzipfel, und 25, die, in Gruppen zu fünf, vor den Kronblättern stehen.

Ein Schnitt durch den Becher zeigt seinen oberen Teil verdickt. Nach unten wird die verdickte Zone abgeschlossen von einem durch den ganzen Becher sich hinziehenden Kragen. Die untersten Staubgefäße drängen an ihrer Emergenzstelle diesen Kragen zurück, sodaß Ausbuchtungen desselben entstehen, die besonders hervortretend sind vor denjenigen Staubgefäßen, deren Emergenzstelle vor einem Corollnerv liegt. Die Corollnerven sind übrigens ziemlich wenig mit Staubfäden versehen, die meisten sitzen an den Kelchrippen.

Das in das Kronblatt eintretende Xylembündel ist sehr verdickt, oft keulig und schlangenartig gekrümmt, dem Hauptstrang meist mit verbreitertem Grunde angesetzt. Sonst sind die Kelch- und Corollnerven annähernd gleich stark. Nur in einigen Blüten waren erstere etwas schwächer ausgebildet. Die Ansatzstellen der Staminalstränge liegen gewöhnlich auf gleicher Höhe, d. h. etwas unterhalb des Kragens. Doch sind Fälle keineswegs selten, daß sie im Bechergrunde liegen. Die Insertion der in direkter Nähe der zehn Hauptstränge befindlichen Staubfadennerven ist häufig regelmäßig, d. h. die äußersten sind zu oberst, die innersten am tiefsten inseriert. Auch die Schleifen der Achsenprominenzbündel dienen als Ansatzstelle. In einem Falle sah ich einen Strang, der sich oben auf mehrere Stamina verteilte, ganz isoliert durch das Hypanth in den Stiel verlaufen und dort weiter, um sich erst ganz tief am Stengel mit einem andern Strang zu vereinigen. In der Gegend des Kragens werden die Staubfädennerven fast alle dicker und halbieren sich auf eine kurze Strecke, unterhalb welcher sie sich mit dünnerem Ende anschließen. Einige sitzen mit einfach, andere mit mehrfach geteiltem Ende an. Anastomosen der Staubblattbündel in dieser Gegend sind vorhanden. Der Hypanthteil unterhalb des Kragens ist frei von Nervenverzweigungen; erst überhalb desselben treten an Kelch- wie Corollnerven zarte Verästelungen auf, die sich sowohl durch die Art der Verzweigung, als auch durch ihren geringen Durchmesser von den Nerven der Kelchlappen unterscheiden.

Die Anordnung der Leitbündel in der Nähe des Caliculus sei noch etwas näher gekennzeichnet. Hinter der Übergangsstelle des Corollnervstumpfes in den Corollnerv entspringen die Gabeläste, diese machen eine Knickung, senden von der Biegungsstelle einen

---

[1]) Über ihre merkwürdige Funktion vergl. Löw, Blütenbiol. Beitr. in Pringsheims Jahrb. 22. 458.

Nerv in die Stipulae und treten mit bogigen Nebennerven in die Kelchzipfel über, deren Seiten sie vornehmlich durchziehen. Die Mitte der Kelchzipfel ist spärlich mit Nerven ausgestattet.

Die Zahl der Fruchtblätter ist bei *Waldsteinia geoides* nicht konstant, sie wechselt zwischen zwei und drei. Die Achsenprominenz ist sehr klein und stellt eigentlich nur eine Art Sockel für die Stempel dar, ist in der Mitte auch etwas vertieft. Die in den Sockel tretenden Nerven beschreiben in der Gegend des Hypanthansatzes einen nach außen konvexen Hohlraum — hier ihre stärkste Ausbildung —, anastomosieren häufig und laufen zu dreien in jedes Carpell; einer dieser drei Nerven nimmt seinen Weg zu der nach außen gelegenen Seite des dreieckigen Fruchtknotens, die zwei anderen zu der nach innen gelegenen, um sich unter der Ansatzstelle des Griffels zu zerfasern. Das Ovulum ist mit einem äußerst dünnen trachealen Element bedacht.

Ist das Wachstum der Fruchtknoten soweit vorgeschritten, daß sie über das Hypanth hinausragen, so haben alle Bündel der Prominenz und der Carpelle an Stärke zugenommen und übertreffen an Stärke die Hypanthbündel. Besonders tritt dies hervor an ihrer Biegungsstelle in der Gegend des Becheransatzes, an der man ja schon zur Blütezeit eine Verdickung konstatieren konnte. Die Anastomosen an derselben Stelle haben sich vermehrt, kurze Nerven haben ebendort ihren Ursprung gefunden und enden in dem Sockel. Die Verhältnisse des Sockels sind im wesentlichen die früheren, da er nicht bedeutend an Größe zugenommen hat. Dagegen haben sich die Nerven der Fruchtblätter verändert. Die oben erwähnten drei Hauptnerven sind nicht erheblich verstärkt, wohl aber haben ihre Verzweigungen an Größe und Dicke zugenommen. Als stärkster Nerv hat sich die früher so winzige Leitungsbahn des Ovulums ausgebildet. Sie verläuft zu dessen obern Teil, zerspaltet sich handförmig und sendet die einzelnen Zweige auf der andern Seite wieder herab. Da, wo der Ovulumnerv in das eine der drei Hauptbündel nach unten übergeht, findet sich ein dicker Gefäßkomplex.

Sibbaldia procumbens.

Die Haupteigentümlichkeit der Blüte dieser Pflanze ist, daß sie nur fünf an den Kelchnerven inserierte Staubfäden enthält. Der Verwachsungspunkt der Staminalnerven mit dem Hauptstrang liegt im untern Hypanthteile.

Fragaria vesca.

Die Blüten der Erdbeere besitzen 3 Staubfadenkreise.[1]) Die Karpiden des halbkugligen bis kegligen Gynophors sollen sich nach Wydler in $^{13}/_{34}$ Stellung befinden, was jedoch nicht sehr wahrscheinlich ist, da bei andern Potentilleen fünfzählige Quirle zu erkennen sind. Das Hypanth ist schüsselförmig ausgebreitet. Betreffs der Stipulae ist zu bemerken, daß man sie häufig mehr oder weniger zweispaltig, selbst bis zum Grunde in ihre Komponenten aufgelöst findet. Regelmäßig, zuweilen sogar an allen fünf Blättchen, findet man diese Zerspaltung an Exemplaren, die in Gärten gewachsen sind.

---

[1]) Näheres siehe Eichler, Blütendiagr. II. p. 502.

Die Leitbündel der an der Basis ausgebuchteten Blumenkronblätter sind an deren Grunde anders ausgebildet als die bisher beschriebenen. Die ersten Nebennerven laufen nicht sofort nach oben, sondern weisen erst verschiedene Knickungen und Biegungen auf.

Die Xylemstränge des Bechers erscheinen sehr locker, gleichsam auseinandergezogen. Die 10 gleichdicken Hauptbündel halten ihre Richtung gewöhnlich streng ein, während die der Stamina zahlreiche Windungen erfahren. Die Staminalnerven sind an der Ansatzstelle der Antheren erheblich verdickt. In Verlauf und Insertion gleichen sie denen von *Potentilla rupestris*. Die Bündel der über den 10 Hauptnerven stehenden Stamina laufen meist lang an ihnen herab, sitzen seltener direkt an. Bisweilen teilen sie sich beim Eintritt in das Hypanth, und beide Äste verlaufen getrennt nach unten zum Bechergrunde. Auch sonst zeigen die Staubblattstränge in ihrem Verlauf große Mannigfaltigkeit.

In den verschieden gestalteten Stipularblättern haben wir ein ebenso variabeles Leitbündelnetz. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Stipulae in ihrer Nervatur sich von den eigentlichen Kelchzipfeln unterscheiden, wie es bei *Potentilla micrantha* beschrieben wurde: erstere zeigen parallele Hauptnerven. Sind die Stipulae klein, etwa so wie bei *Geum rivale,* so ist ihre Innervierung der in dieser Blüte ähnlich; sind sie anders beschaffen, größer, geteilt, so unterbleibt entweder die Gabelung der Corollnerven ganz, oder sie ist vorhanden, und die Gabeläste gehen ganz oder zum Teil in die Stipulae, oder sie werden ersetzt durch andere, aus dem Hypanthgrunde aufsteigende, besondere Nerven. Kurz, es herrscht die größte Mannigfaltigkeit. (Teilweise erklärt sich hieraus auch wohl die Variabilität der Staminalbündelinsertion.)

Die Stränge der Prominenz, von den Becher- (resp. Stiel-) Nerven nicht klar gesondert, zerteilen sich direkt nach dem Eintritt in das Fruchtköpfchen in ungefähr 15—20 Bündel, die nach oben in regelmäßigen Abständen die für die Karpiden bestimmten Äste absenden. Die Mehrzahl aller Prominenznerven zeigt stückelige Zusammensetzung. Auf späterem Entwicklungsstadium haben die Bündel mit der zunehmenden Größe der „Beere“ gleichen Schritt gehalten, außerdem sind noch neue Verzweigungen eingetreten. Von den Pistillbündeln legt sich eins von unten an das Ovulum, während die Fruchtknotenwände gleichmäßig mit zarten Nerven ausgestattet sind.

Comarum palustre.

Der Becher bildet anfangs eine Hohlkugel, breitet sich aber zur Zeit der Befruchtung flach aus, biegt sich sogar mit seinem

Rande noch etwas nach unten, während die Kelchzipfel reduplikativklappige Präfloration zeigen. Die Kronblätter sind klein. Nach der Befruchtung nähern sich die Kelchzipfel einander, werden mehr oder weniger trocken-skariös und bilden so schützende Organe der sich entwickelnden Früchte. Die Stellung der Staubgefäße in regelmäßigen Blüten ist nach Eichler derartig, daß von den 20 in drei Kreisen stehenden der äußere, zehngliedrige aus fünf epipetalen Paaren besteht, die zwei anderen, je fünfzählig, so angeordnet sind, daß die Stamina des einen vor einem Kronblatt stehen, die des andern (innersten) mit diesen alternieren. Goebel[1]) nimmt dagegen an, daß mit dem ersten zehngliedrigen Kreise einfach ein zweiter zehngliedriger alterniert. Die Form der Stipulae ist sehr variabel, ähnlich denen von *Fragaria vesca.*[2])

Die Leitbündel des tellerförmigen Blütenbodens sind sehr breit. Die Staminalnerven schließen sich, auch wenn sie über den Hauptnerven stehen, selten direkt an diese an, sondern laufen neben ihnen oder parallel vor ihnen her und streben den Bündeln des Gynophors zu. Einzelne Verwachsungsfälle kamen jedoch vor. Auch Spaltungen der Staminalnerven in ihrem unteren Teil wurden beobachtet, die sich dann entweder kurz vor der Einfügungsstelle wieder vereinigten oder getrennt ansaßen.

Der Strangverlauf in und unter den Außenkelchblättchen ist wie bei *Geum rivale,* das gleiche gilt auch von der Nervatur der Kelchzipfel. Das ganze schüsselförmige Hypanth ist frei von Nebennerven. Alle Hauptbündel sind an der Basis verbreitert. Die Nerven der Achsenprominenz reichen weit in das Hypanth hinauf. Ein Durchschnitt durch diesen Blütenteil zeigt einen allseitig geschlossenen Ring von Leitbündeln. In der porösen Prominenz nehmen die Stränge fast denselben Verlauf wie bei *Geum macrophyllum,* nur sind sie zahlreicher.

Dryas octopetala.

Den acht Kelchzipfeln entsprechend besitzt das Hypanth 16 Hauptbündel. Ein Außenkelch fehlt. Die Gabelung der Corollnerven ist stets vorhanden. Die Kelchzipfel sind der Hauptsache nach parallelnervig mit seitlichen Anastomosen. Die zahlreichen Staubfädennerven vereinigen sich untereinander und legen sich dann entweder an den unteren Teil der Hauptnerven an oder noch tiefer unten. Die Achsenprominenz ist wenig ausgebildet. Die Fruchtknoten sind über ihre ganze Fläche gleichmäßig verteilt. Dem entspricht auch der Leitbündelverlauf an dieser Stelle.

---

[1]) Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Blattes. III: Über die Anordnung der Staubblätter in einigen Blüten. Bot. Zeitung. 1882. 40. Jahrg.

[2]) Über diesen Punkt vergl. Meehan, Th., Morphology of the stipule in *Comarum palustre.* (Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. 1893.) Verfasser vertritt dort die eigentümliche Ansicht, daß man auf Grund der Stipularverhältnisse dieser Pflanze die Blüten- und Staubblätter nicht als metamorphosierte Blätter, sondern als umgewandelte Nebenblätter aufzufassen habe.

Rubus.

Die untersuchten Rubusarten zeigten inbezug auf den Leitbündelverlauf untereinander keine wesentlichen Abweichungen. Die Gabelung der Corollnerven ist sehr ausgeprägt, die Kelchzipfel sind jedoch wenig mit Nerven versehen. Das charakteristische Merkmal für *Rubus* ist, daß die Staminalstränge fast alle an den Nerven des Gynophors Anschluß finden (vgl. die Fig.). Eine große Zahl derselben vereinigt sich ungefähr in der Mitte des Bechers zu einem einzigen. Aus der Abbildung (*Rubus plicatus*) ist ersichtlich, daß nur einige an den Hauptnerven inseriert sind.

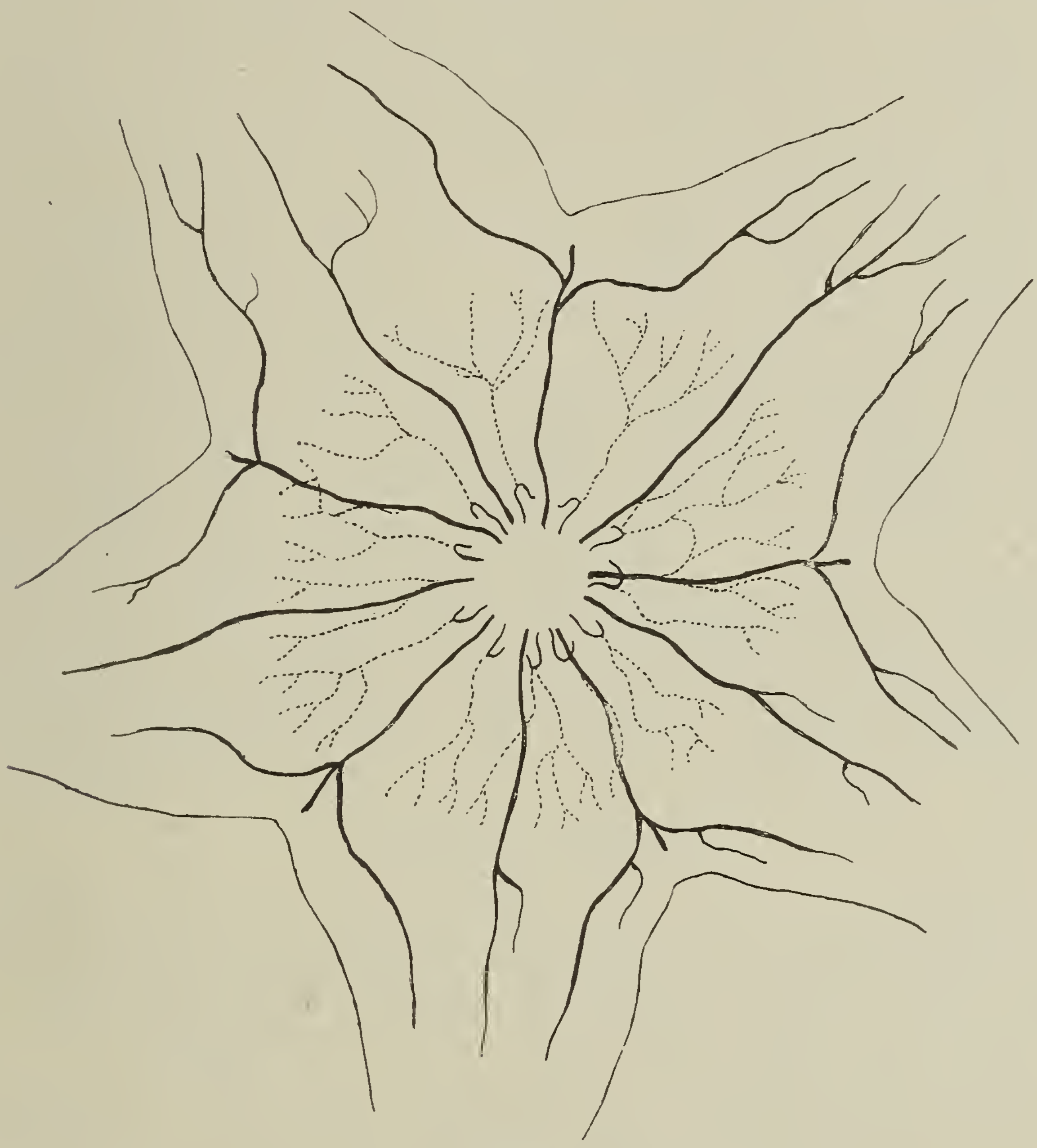


Fig. 3.
Rubus plicatus, von oben gesehen; Gynophor und Kronblätter entfernt.
Staminalnerven punktiert,
enden meist an den Schleifen der Achsenprominenznerven.

Über die komplizierten Stellungsverhältnisse der Staubfäden vergl. Eichler, pag. 504 und Bot. Zeitung 1872 (Goebel).

Die Achsenprominenzbündel haben Ähnlichkeit mit denen der Potentilleen, nur sind sie weniger zahlreich. *Geum rivale* gleichen sie insofern, als die Stränge der Fruchtblätter nur im untern Teile des Gynophors zu einem einzigen sich vereinen, während sie im oberen in zwei getrennt sind.

Alchemilla alpina.

Die acht Blütenhüllblätter werden von acht Bündeln innerviert. Diese laufen in dem Blütenstiel vollständig zusammen und bilden ein einziges Bündel. Zuweilen läßt sich jedoch deutlich erkennen, daß das eine Stielbündel aus mehreren besteht. Die vier Leitbündel, an denen die vier Staubgefäße sitzen, haben, genau wie Kelche mit Stipularbildungen, eine Gabelung in ihrem oberen Teil. Die Gabeläste treten in die Randpartien der inneren Blütenhüllblätter. Von ihnen trennt sich wieder jederseits ein Bündel, das, dem Hauptnerv parallel, in das Blättchen des äußeren Perianths tritt. Die Nervatur des inneren Perianths ist durchaus kelchblattartig. Der Insertionspunkt der Staminalstränge liegt etwas oberhalb der Bechermitte. Ein Herunterlaufen der Staminalbündel an den Hauptbündeln findet nicht statt. Der wulstige Ring im obern Hypanthteile, der das Pistill mit dem seitlich ansitzenden Staubweg einschließt, ist nervenfrei. In den Fruchtknoten tritt ein Bündel ein, dessen eines Ende den Weg durch den Griffel nimmt, dessen anderes sich um die Basis des Ovulums herumlegt. Dieser kleine, sich baumartig verästelnde Nerv besteht aus lauter Tracheenstücken. Dieselbe Verbreiterungsart besitzt derselbe Nerv bei *Alchemilla vulgaris,* nur schien sie mir bei dieser Art nicht so ausgeprägt. Nach unten tritt der Fruchtknotennerv durch dessen kurzen Stiel, verbreitert sich an seiner Basis, fasert sich auf und umschließt einen spindelförmigen Hohlraum, um sich sofort in mehreren Teilen an die Bechernerven anzusetzen und dann mit dem Stielbündel ganz zu verschmelzen. Die stückelige Zusammensetzung der Fruchtknotennerven tritt wieder deutlich hervor.

Alchemilla vulgaris.

Das Hypanth und die Perianthzipfel sind weniger behaart als bei *Alchemilla alpina,* und die Untersuchung ist daher sehr erleichtert. Die meisten äußeren Hüllzipfel besitzen nicht drei, sondern nur einen, unter Umständen etwas verzweigten Nerv. Die Gabelung unter ihrer Ansatzstelle ist in der Regel sehr unregelmäßig, die Ansatzpunkte der Gabeläste liegen in verschiedener Höhe, nicht einander gegenüber. Insertionshöhe und -art der Staubgefäße sind wie bei *Alchemilla alpina,* ebenso die Verzweigungen des innern Perianths. Mehrere Male ließ sich feststellen, wie zwei Hypanthnerven in der Becherbasis zusammen nebeneinander her liefen und sich dann trennten. Die ersten Verzweigungen der acht Hypanthnerven treten in der Höhe der Staminalinsertion auf. Alle Hauptbündel besitzen überall gleiche Dicke. Eine geringe Verstärkung ist bisweilen direkt beim Übertritt in den Stengel und in der oberen Hypanthregion wahrnehmbar. In allem andern gleicht *Alchemilla vulgaris* der vorigen Pflanze.

Alchemilla vulg. var. subsericia Good. Gree.

Die Blüte zeigte zuweilen starke Ausbildung des äußeren Perianths, das dann genau wie das innere innerviert ist; war es klein, so zeigte es dieselbe Anordnung der Leitbündel wie *Alchemilla vulgaris,* glich ihr auch im übrigen vollkommen.[1])

Prunus armeniaca.

Die Blüten, fast ungestielt, erscheinen vor dem Laubausschlag an den vorjährigen Zweigen. Der Becher ist röhrig, oft mehr oder minder beulig eingedrückt, rötlich. Die Kronblätter sitzen dem Becher in einer Mulde an, die nach dem Blüteninnern zu mit zwei wulstigen Erhöhungen versehen ist.

Die Corollenblattnerven beginnen bereits in dem kurzen Stiel der Blumenblätter sich zu verzweigen. Das erste Seitennervenpaar bildet in der Regel mit dem Hauptnerv einen größeren Winkel als die höheren, zuweilen jedoch verhält es sich genau wie diese. Im übrigen könnte man die Nervatur der Blumenblätter fast laubblattartig nennen. Die Bündel sind nicht schnurgerade, gleichsam gespannt, wie bei Potentilleen, sondern mehr gebogen und über die ganze Fläche gleichmäßig verteilt. Die Nerven 1., 2., 3. Ordnung stehen auch im richtigen Dicken- und Größenverhältnis zum Hauptnerv, genau wie bei einem typischen Laubblatt. Eine große Anzahl kleiner Nervenästchen, am Mittelnerv und an den größeren Seitenzweigen regelmäßig verteilt, tragen viel zur gleichmäßigen Innervierung bei. Anastomosen sind seltener.

Die im Innern des kurzen Blütenstieles nicht deutlich gesonderten zehn Leitbündel nehmen den regelmäßigen Verlauf: fünf enden in den Kelchzipfeln, fünf in den Blumenblättern. Die Gabelung der Corollnerven tritt stark hervor. Jeder Gabelast geht in ein Kelchblatt und verzweigt sich dort äußerst fein. Die ganze Nervatur der Kelchzipfel weicht von der der Potentilleen bedeutend ab (vergl. *Geum, Pot. micrantha* etc.). Die Seitenstränge der Gabeläste streben nicht der Spitze zu, sondern verzweigen sich wie der Mittelnerv nach allen Richtungen hin gleichmäßig. Die eben gekennzeichnete Gabelung ist übrigens nicht immer gleichmäßig. Die Regel ist allerdings, daß beide Gabeläste rechts wie links von derselben Stelle ausgehen. Ein Stipularnerv ist nicht vorhanden, da ein Außenkelch (bei allen Pruneen) fehlt, weshalb die Corollnerven direkt in ein Blumenblatt auslaufen.

Die Staminalnerven, die über einem Hauptbündel emergieren, finden ihren Anschluß an diese entweder im obern Hypanthteile, oder, was weitaus häufiger ist, sie laufen an ihnen herunter bis zum Hypanthgrunde und vereinigen sich dort mit ihnen. Zuweilen kann man noch nach der Vereinigung deutlich zwei Bündel unterscheiden. Daß ein über einem Hauptbündel gelagerter Staubgefäßnerv aus der Richtung desselben heraustrat, habe ich nie beobachtet. Die nicht über einem Hauptbündel stehenden Stamina senden ihre Bündel gewöhnlich in gerader Linie nach unten. Ihr Verwachsungspunkt liegt meist in der unteren Hypanthhälfte. An dem graden Verlauf kann man die Staubfadenbündel sofort unterscheiden von den Nebennerven des Bechers; außerdem sind letztere schwächer ausgebildet.

---

[1]) Mit Eichler nehme ich an, daß die Perianthe der Alchemillenblüte Kelch und Caliculus sind, nicht Kelch und metamorphosierte Corollblätter. Nach Röper (Bot. Ztg. 1856. p. 408) sollen die Kronblätter zu Staubbündeln umgewandelt sein. Eichler hält das für richtig, „denn bei Unterdrückung der Petala müßte wegen der Staubgefäßstellung auch Ausfall eines episepalen Staminalkreises angenommen werden. Dazu kommt, daß nie Petalaspuren beobachtet sind.“ Meines Erachtens spricht auch die Ansatzart der Staubfädenbündel für die Richtigkeit der Annahme. Näheres über die Alchemillablüte siehe Strasburger, Apogamie der Eualchemilleen (Pringsh. Jahrb. 41. p. 91) und Murbek, Über *Alchemilla.*

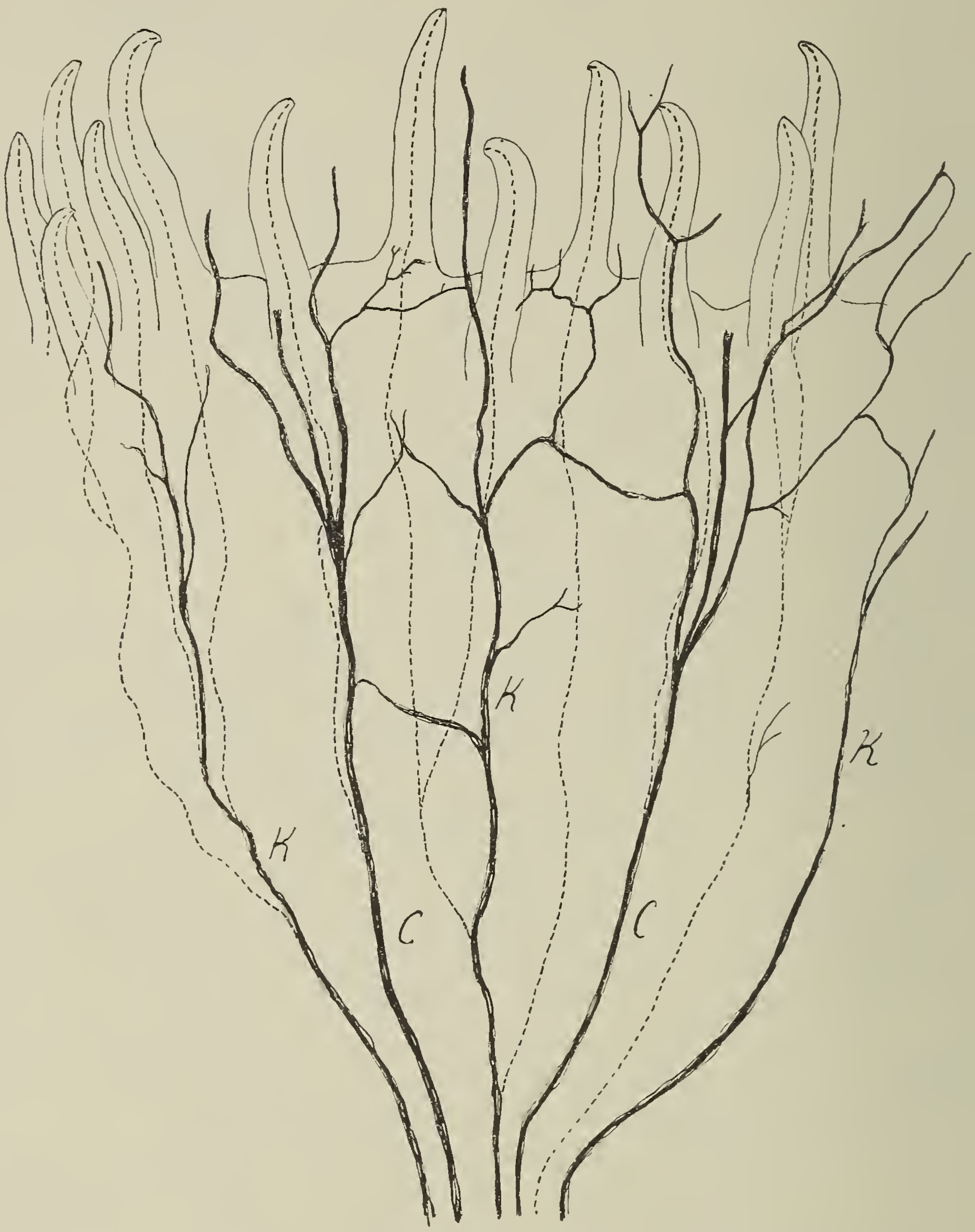


Fig. 4. *Prunus armeniaca.* Leitbündel einer Hypanthhälfte. Staubfadennerven punktiert. *C* Corollnerven. *K* Kelchnerven.

Die Nervatur des Karpells ist ähnlich wie bei *Prunus domestica:* ein stärkeres, zwei schwächere Leitbündel, die an der Spitze des Frucktknotens schwache Verästelungen aufweisen.

Bei den Blüten von *Prunus armeniaca* kommen häufig Fälle postgenitaler Verwachsung vor, jedenfalls durch mechanischen Einfluß hervorgerufen, da zwei Knospen oft dicht nebeneinander angelegt werden. So kann man beobachten, daß die Verwachsung nur an der Hypanthbasis erfolgt ist, dann ist das Perianth beider Blüten vollständig ausgebildet, oder die Becher sind der Länge nach verwachsen und das Perianth ist unregelmäßig. Zwischen beiden Fällen gibt es Mittelstufen. Die Anatomie solcher Blüten zeigt eine entsprechende Vermehrung der Coroll- und Kelchnerven, ist aber im übrigen genau so beschaffen wie die einer regelmäßigen Blüte.

Prunus avium.

Die ringförmig verdickte Zone des Hypanthrandes ist wenig ausgebildet. Die Blumenblätter sitzen ihr an wie bei *Prunus armeniaca,* gleichen aber in ihrer Nervatur mehr *Prunus domestica,* nur besitzen sie mehr Anastomosen. Die ersten Seitennerven entspringen teils über der Ansatzstelle der Corollblätter, teils in oder unter derselben.

Die Leitbündel der obersten Staminalreihe sind oft sehr dünn. Die Gabelung der Corollnerven geht in der Regel hoch oben, nahe der Ansatzstelle der Kronblätter vor sich. Jeder Corollnerv trägt ein Staubfadenbündel, das sich fast ausnahmslos über der Mitte des Bechers mit ihm vereinigt. Es ist für *Prunus avium* charakteristisch, daß die Staubblattnerven, die über einem Corollnerven stehen, diesem gleich beim Eintritt in das Hypanth sich sehr nähern, dann aber parallel zu ihm herablaufen bis zu ihrer Ansatzstelle. Im allgemeinen ist der Verlauf aller Hypanthbündel schnurgerade. Die Ansatzverhältnisse der Staminalstränge im Bechergrunde sind wie bei *Prunus armeniaca.*

Die in den Fruchtknoten tretenden Leitbündel schließen sich erst relativ weit unten an die Stielnerven an; der von ihnen gebildete Zylinder läßt sich leicht aus dem oberen Teil des Stieles herausschälen. Im Karpell selbst begegnen wir bei etwas vorgerückterem Entwicklungsstadium einem komplizierten Strangsystem: die zwei Bündel der Vorderseite werden von je einem dünnen Nerv begleitet, der dann in den Griffel übertritt; der obere Teil der zwei vorderen Nerven steht mit dem Hauptbündel auf der Rückseite des Fruchtknotens durch ein eigenartiges Netzwerk in Verbindung, dessen Knoten etwas angeschwollen sind.

Prunus domestica.

Die Epidermis des Hypanths ist runzlich gefaltet, besonders an der Biegungsstelle der Kelchlappen. Die Honigschicht reicht bis zur Ansatzstelle der innersten Staminalreihe und wird von den am tiefsten stehenden Staubgefäßen ausgebuchtet. Die obere Zone des Hypanths ist schwach verdickt, ähnlich wie bei *Prunus armeniaca.* Die Honigschicht ist unregelmäßig, aber ziemlich dick aufgetragen.

Der Leitbündelverlauf in den nur kurz gestielten Kronblättern ähnelt dem der Aprikose, besonders inbezug auf die Ansatzstellen der untersten Verzweigungsnerven. Jedoch unterbleiben gewöhnlich die kleinen Verästelungen am Blattgrund.

Die Coroll- und Kelchrippen sind ungefähr gleich stark, besitzen aber im Hypanth keine eigentlichen Nebennerven. Nur hin und wieder kommen einige zarte Ästchen vor, die meist als Anastomosen den Übergang zu andern Nerven vermitteln. Die Staubfädennerven sind in größerer Anzahl an die Coroll- als an die Kelchnerven angesetzt, entspringen übrigens auch gar nicht selten an den Gabelästen der ersteren. .Während bei *Prunus avium* die Gabeläste am Hypanthrande liegen, geht hier die Teilung der Corollnerven tiefer vor sich, sie tritt mitunter sogar schon im Bechergrunde auf. Ein Fall kam mir zu Gesicht, in welchem bei einem Corollnerv die Gabelung nur einseitig ausgebildet war. Die Versorgung der entsprechenden Teile des Kelchzipfels hatten zwei Seitenäste des Kelchnervs übernommen, die in der Gegend des Becherrandes entsprangen und dieselbe Länge und Dicke wie die übrigen Gabeläste besaßen. Diese zwei Seitenäste teilten mit den (Coroll- u.) Kelchnerven ferner die Eigenschaft, daß sie nach Behandlung mit Chloralhydrat im Becher dünner erscheinen als in den Kelchlappen. In die Benervung der letzteren teilen sich in der Regel Kelchnerven und Gabeläste der Corollnerven gleichmäßig, d. h. jedem kommt ungefähr ein Drittel des Zipfels zu. Der Zipfelrand ist nahezu nervenfrei. Seitliche Anastomosen kommen höchstens zuweilen am Grund des Zipfels vor, in seinem ganzen übrigen Teile sind sie nicht zu finden.

Die Leitbündel des äußeren Staubfadenkreises sind am tiefsten inseriert, die des innersten mehr dem Hypanthrande zu. Die direkt über den Corollnerven stehenden Staubfäden legen sich fast ausnahmslos am weitesten oben an ihr Hauptbündel an; dasselbe gilt meist auch für die des äußersten Kreises, falls sie direkt über Corollnerven emergieren, während das für die Kelchnerven in viel geringerem Grade gilt.

Zwischen den drei Hauptsträngen des Karpells laufen kleinere, die teils unter der Ansatzstelle des Karpells blind endigen, teils auch untereinander in Verbindung stehen. Im späteren Verlauf der Entwicklung schließen sich die blind endigenden Leitbündel in der Regel an andere an. Ein Fall wurde beobachtet, in welchem der größte der drei Karpellnerven unter der Insertionszone des Hypanths an den Blütenstiel umbog und sich mit seinem Ende nach oben an ein Hauptbündel anlegte. Ein nicht ganz ausgebildetes, im Absterben begriffenes Pistill einer sonst regelmäßigen Blüte, das ich zufällig auch untersuchte, zeigte nur die Anlage der drei Hauptstränge.

Prunus mahaleb.

Der Becher ist kegelförmig mit einer geringen Einschnürung unter den eiförmigen Kelchzipfeln. Die Staubgefäße stehen in drei Kreisen, zuweilen sind jedoch auch Glieder eines vierten vorhanden.

Die Nerven der Kronblätter bieten keine Besonderheiten.

In der oberen Hypanthhälfte zeigen alle Staminal-, Kelch- und Corollnerven eine starke, lang ausgedehnte Verbreiterung. Dadurch erlangen besonders die Staubfadennerven eine hervorragende Dicke. Ein Fall, in welchem ein Stamen des vierten Kreises trotz seiner Kleinheit von einem, im Becher sehr dicken Nerv ausgestattet war, verdient erwähnt zu werden. Die Ansatzstellen der Staubfadenstränge liegen meist in der unteren Hypanthhälfte, die der über einem Corollnerv stehenden jedoch hoch oben. Die Gabelung der Corollnerven fehlt ebenso häufig, wie sie vorhanden ist. Fehlt sie, so zeigen die Seitenrippen der Kelchnerven die Gestalt der entsprechenden Bündel bei *Exochorda* Alberti (s. d.), jedoch ohne die Schlängelung an der Biegungsstelle. Im übrigen sind die Nerven der Kelchzipfel sehr zart.

Zur Zeit der Blüte findet man im Karpell die bekannten drei Nerven. Ist das Hypanth später eingetrocknet und befindet sich das Pistill auf entwickelterem Stadium, so zeigt es eine eigentümliche maschenartige Bündelverzweigung, die gewöhnlich am obern Teil des Stempels beginnt und nach unten zu fortschreitet.

Prunus laurocerasus.

Der Becher geht allmählich in den Stiel über. Die Kelchzipfel sind sehr klein, stumpf, wulstig. Die Corollnerven sind oben gegabelt und tragen in der Regel drei Stamina. Die Kelchnerven tragen nur ein Staubgefäß. Die Verwachsungsverhältnisse sind ähnlich wie bei *Prunus domestica*; die gerade über den zehn Hauptrippen sitzenden Staubfäden sind am höchsten inseriert und gehören dem inneren Kreise an; die Stränge der Stamina der äußeren Reihe reichen bis in die untere Hälfte des Hypanths. Daß Staminalleitbündel aber ohne weiteres nach dem Bechergrunde liefen und erst dort Anschluß fanden, wurde nicht beobachtet.

Nach dem eben Erwähnten haben wir also in regelmäßigen Blüten Dreiteilung der Corollnerven in ihrem obern Teil mit drei Staubgefäßen und ungeteilte Kelchnerven mit je einem Staubgefäß. Ein Querschnitt durch den Becher in entsprechender Höhe zeigt (die kleinen Nebenverzweigungen abgerechnet) 40 Bündel, von denen 20 dreigeteilte Coroll- und Kelchnerven, 20 Staubblattbündel sind. Eine solche regelmäßige Anordnung ist aber in fast keiner Blüte eingehalten. Gerade bei *Prunus lauracerasus* ist, zum Unterschied von den andern untersuchten Pruneen, die Variation in diesem Punkte auffällig. Was zunächst die Gabelung der Corollnerven angeht, so ist sie zuweilen unterdrückt (vergl. den bei *Prunus domestica* erwähnten Fall). Auch einfache Gabelung ohne Fortsetzung in ein Corollenblatt, das auch fehlte, wurde einmal beobachtet. Trotzdem ist selbstverständlich die Dreiteilung der Corollnerven das Regelmäßige. Fehlte die Gabelung, so übernahmen entsprechende Nebenstränge der Kelchnerven ihre Funktion. — Ferner wechselt die Zahl der aus den einzelnen Hauptnerven emergierenden Staminalbündel: Corollnerven mit zwei, Kelchnerven mit zwei, Kelchnerven ohne Stamina kommen vor. Teilweise gehen auch die Stamina von den Gabelästen der Corollnerven aus. Aus alledem sieht man, welche Mannigfaltigkeit bei *Prunus laurocerasus* vorhanden ist; doch sei noch einmal hervorgehoben, daß der oben beschriebene Verlauf der normale ist. Van Tieghem scheint in den schematischen Abbildungen 51—55 seines Werkes „Recherches sur la structure du Pistil et sur l'anatomie comparée de la Fleur“ die ziemlich starken Gabeläste der Corollnerven übersehen zu haben, denn es sind bei ihm auf dem Durchschnitt durch den obersten Becherteil nur 30 Bündel zu finden, während es doch mit diesen 40 sind. Die Abbildung bedürfte also der Berichtigung.

Es mag noch hervorgehoben werden, daß die Kelchnerven ungefähr in der Mitte des Bechers sich verzweigen, aber in eigentümlicher Weise. Zugleich zeigen sie, ebenso wie die Corollnerven, einen sehr lockern Bau des Xylems.

Der Bündelverlauf im Fruchtknoten gleicht im wesentlichen dem von *Prunus avium.*

Amygdalus nana.

Das Hypanth ist röhrig, unterhalb der Kelchzipfel etwas eingeschnürt. Auf der Innenseite sieht man die Staubgefäße deutlich über die Einschnürung hinaus nach unten verlaufen. Die Kelchzipfel sind schmal, die Kronblätter besitzen einen längeren Stiel. Durch diesen Stiel gehen gewöhnlich der Haupt- und zwei Seitennerven. Bisweilen hat sich schon im Becher ein Bündel abgezweigt, so daß dann vier Bündel anstatt drei vorhanden sind. Die Hauptverzweigung dieser Nerven liegt am oberen Ende der Blumenblätter.

Die Corollnerven sind die dicksten Nerven des Bechers; die Gabelung in ihrem obern Teil ist deutlich ausgeprägt. Den Gabelästen fällt am meisten die Aufgabe zu, die Kelchzipfel zu versorgen, da der Mittelnerv derselben nur kleine Verästelungen aufweist. Dabei verästeln sich die Gabeläste hauptsächlich nach dem Zipfelrande zu. In einem Falle schloß sich ein Gabelast nicht an den Corollnerv an, sondern endete neben ihm blind. Die die Nebennerven entbehrenden Hauptstränge des Bechers besitzen überall gleiche Dicke. Die über den Corollnerven sitzenden Stamina weisen die am höchsten emergierenden Bündel auf. Alle übrigen Rippen gehen vom Hypanthgrunde aus resp. laufen in den kurzen Stiel hinein. Am Grunde des Blütenstieles vereinigen sich alle Bündel zu einem dicken Komplex, der keine Differenzierung in einzelne Stränge mehr erkennen läßt. (Vergl. *Prunus armeniaca.*)

Amygdalus communis.

Die Morphologie des Hypanths und Perianths ist wie bei *Prunus armeniaca,* unterscheidet sich jedoch von dieser durch stärkere Ausbildung der unter der Emergenzzone der Stamina erheblich verdickten Honigschicht.

Der Hauptnerv des Blumenblattes beginnt in dessen kurzem Stiel sich sehr reichlich zu verzweigen. Als Haupteigentümlichkeit der Corollblätter ist zu erwähnen, daß sie, hauptsächlich in der Mitte, zahlreiche langgestreckte tracheale Elemente enthalten, die meist vollkommen isoliert in dem Gewebe liegen und sich durch geschlängelte Form auszeichnen. Bisweilen schließen sie sich auch an ein Bündel an. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man, daß sie aus dichten Bündelchen kurzer, spiralig-verdickter trachealer Zellen bestehen.

Die Nerven des Hypanths und der Kelchzipfel zeigen Verschiedenheiten von denen der Aprikose, da im Becher die verhältnismäßig reiche Nebennervenbildung fehlt, hingegen sich unter der Kelchzipfelbasis reichliche Verästelungen finden. Die Bündel der Kelchzipfel selbst sind größer, dicker, die durch Anastomosen umgrenzten Flächen (die bei *Prunus armeniaca* nicht vorkommen) sind umfangreich. Die Gabelung der Corollnerven ist gut ausgeprägt. Die Leitbündel des unteren Hypanthteiles erscheinen durchsichtiger und zarter als die des oberen und der Kelchzipfel, sind jedoch breiter. Ansatzstellen der Stamina und Verlauf der Karpellnerven wie bei *Prunus armeniaca*.

Ulmaria filipendula.

Der dünne Becher zeigt nur Kelch- und Corollnerven, die entsprechend den Kelchzipfeln und Blumenblättern ziemlich dicht nebeneinander herlaufen. Verzweigungen kommen nur in den Kelchzipfeln vor. Sämtliche Hauptnerven zeigen im Hypanth eine starke Verbreiterung, wie sie sie im Stengel nicht besessen haben. Die Gabelung der Corollnerven ist vorhanden, doch erscheinen die Gabeläste im Vergleich zu den dicken Corollnerven sehr zart. Sie anastomosieren meist mit den Kelchnerven oder deren Verzweigungen im Kelchzipfel. Das Hauptunterscheidungsmerkmal des Hypanths von *Ulmaria filipendula* von den oben beschriebenen besteht darin, daß die Staubfadenbündel nur immer über den Hauptnerven stehen und der Reihe nach inseriert sind; es emergieren also die am äußeren Hypanthrande stehenden am höchsten, die innersten am tiefsten. Nie kommt es vor, daß zwischen zwei Hauptbündeln Staminalnerven verlaufen, sondern alle stehen reihenweise auf den Coroll- und Kelchnerven. Gewöhnlich laufen sie noch etwas an ihnen entlang und vereinigen sich dann mit ihnen. Mitunter ist ein Staminalbündel (gewöhnlich das oberste) eine längere Strecke weit über dem Hauptnerv gelagert und trägt dann zugleich mehrere oder alle unter ihm stehenden Staubfadennerven.

Fruchtblätter sind in der Regel 10—12 vorhanden, die je zwei hängende Samenknospen besitzen. Der Fruchtknotennerv teilt sich nach seinem Eintritt in zwei Stränge, die beide einen Seitenast zu einem Ovulum abgeben. Die Ovula selbst liegen übereinander. Im obern Teile des Karpells verzweigen sich die beiden Äste, während der untere Teil zur Blütezeit nervenfrei ist. Die zwei Äste der Vorderseite treten in den kurzen Griffel und breiten sich in der Narbe fächerartig aus. Ein Rückennerv des Fruchtblattes findet sich nicht oder doch nur andeutungsweise.

Ulmaria palmata.

Der Verlauf der Hauptbündel, ihre Verdickung im Hypanth, ihre Verzweigung in den Kelchzipfeln ist wie bei *Ulmaria filipendula,* nur kommt es zuweilen vor, daß ein Corollbündel mit einem Kelchnerv in der Becherbasis eine Strecke vereinigt ist. Die Staminalnerven sitzen großenteils ähnlich an wie bei der vorigen Art, jedoch laufen sie ausnahmsweise auch, bisweilen bis zum Grunde, längs eines Hauptnerven herab, zweigen sich auch wohl seitlich ab. Im unteren Teil der Fruchtblätter finden sich zum Unterschied von *Ulmaria filipendula* Bündel, die sich von dem vordern Nervenpaar abzweigen. Sie sind bereits zur Blütezeit gut entwickelt, während sie bei *Ulmaria filipendula* höchstens angedeutet sind.

Spiraea opulifolia.

Die Kelchzipfel sind dicht mit Sternhaaren besetzt, zum Teil auch die Kronblätter. Der Becher ist davon fast vollständig frei. Die Corollnerven sind gegen den oberen Rand des Hypanths allmählich verdickt. Die Kelchnerven zeigen bereits im Bechergrunde Verzweigungen — häufig senkrecht zum Hauptbündel —, während die Corollnerven gar nicht oder spärlich mit solchen ausgerüstet sind. Die Gabelung der Corollnerven ist unregelmäßig, aber stets vorhanden. Die Kelchzipfel zeigen nur wenige Rippen; sehr variabel ist die Verwachsungsstelle der Staubgefäßleitbündel: teils liegt sie ganz oben, teils tief unten, meist jedoch in der Mitte. Ganz oben sind teilweise die zwischen Coroll- und Kelchnerven stehenden Stamina inseriert. Die in den Fruchtknoten laufenden Stränge sind vollständig gerade, gestreckt, zeigen keine spindelförmige Anschwellung oder Ausbuchtung. Die Vereinigung der Rückennerven mit den Leitbündeln der Vorderseite geht tief im Stengel vor sich, wenn sie überhaupt stattfindet. Das Karpell selbst ist eine Balgfrucht; die Ovulanerven zweigen sich von den vorderen Strängen ab. Zarte Verbindungsäste aller drei Hauptnerven des Fruchtblattes verteilen sich über seine ganze Oberfläche.

Exochorda Alberti.

Das Hypanth ist trichterförmig und verwelkt nach dem Verblühen bis auf seinen basalen Teil. Honigscheibe sehr entwickelt. Kelchblätter dachig. Frucht eine fünffurchige Kapsel, die zuletzt in fünf Balgkapseln zerfällt.

Die großen, weißen Corollblätter sitzen dem Becher einfach an, ohne durch Polster gestützt zu sein. Ihre Ansatzstelle ist ziemlich breit. Der eintretende Nerv sendet zunächst nach rechts und links je einen Zweig ab, der zuerst der Blumenblattbasis, dann nach einer Knickung dessen unterm Rande parallel läuft. Das auf dieses Nervenpaar folgende ist gewöhnlich ebenso dick oder dicker als der Mittelnerv und sitzt diesem spitzwinklig an. Die Nerven des oberen Corollenblatteiles anastomosieren miteinander.

Das Hypanth ist arm an Nebenadern, auch an seinem oberen Rande. Die Versorgung der zuerst rötlichen, später häutig werdenden Kelchzipfel übernehmen allein die Kelchnerven, die Corollnerven stehen höchstens mit Verzweigungen derselben in Verbindung. An der Kelchzipfelbasis findet man zwei wagerecht vom Kelchnerv abgehende Äste, die sich bald nach oben wenden, eigenartige Windungen ausführen und dann nach der Zipfelspitze verlaufen bezw. sich mit dem oberen Teil des Hauptnerven verbinden, sodaß sie ungefähr die Form eines gleichseitigen Dreiecks beschreiben. Die von diesen Nerven begrenzte dreieckige Fläche besitzt nur wenig Leitbündel, während der außerhalb liegende Kelchrand deren eine Masse aufweist. Bisweilen sah ich die Kelchblatthauptstränge an der Spitze sich teilen, umbiegen und nach den von unten kommenden verlaufen, um entweder mit ihnen zu verschmelzen oder wenigstens eine kurze Strecke neben ihnen herzulaufen.

Die Bündel des Bechers erscheinen sehr locker und stückelig zusammengesetzt. Die Corollnerven sind am stärksten ausgebildet; sie nehmen von unten nach oben allmählich zu und zeigen häufig vor dem Eintritt in das Blumenkronblatt noch eine besonders starke Anschwellung. Die Kelchnerven sind am Hypanthrande geschlängelt. Die Stamina sind um die Corollnerven zusammengedrängt; trotzdem sind ihre Nerven an Coroll- und Kelchbündel gleichmäßig verteilt. Ein großer Teil der Staminalstränge entspringt entweder im Hypanthgrunde oder im Blütenstiel. In 5 Blüten sah ich 24 derartig weit herablaufende Staubgefäßrippen. Mehrere Male wurde beobachtet, daß zwei Staminalbündel sich oben aneinander legten, eine Strecke dicht nebeneinander herliefen, unten sich wieder trennten und an verschiedenen Bündeln emergierten. Im allgemeinen nehmen die Staubfadenbündel nach dem Becherinnern bedeutend an Stärke zu; die lang herunterlaufenden aber sind meist überall gleich dick.

Jedes der fünf Fruchtblätter besitzt vier Hauptnerven, zwei auf der nach innen gerichteten Seite, zwei auf der in zwei Hälften geteilten Rückenfläche. Die zwei einander fast parallel laufenden Nerven der Innenseite biegen sich erst nach innen, gehen dann weiter auseinander, führen im obern Teil der Frucht dieselbe Biegung nach innen noch einmal aus, um dann in den kurzen Griffel zu treten und in der Narbe sich auszubreiten. Zwei kleine Nerven legen sich an die Ovula an. Die Bündel unter dem Fruchtknoten zeigen wieder die eigentümliche Zerstückelung. Im Blütenstiel stellen sie meist keine einheitlichen Bündel dar. Hat die Frucht ihre volle Ausbildung erreicht, so haben sich die nach außen liegenden Nerven derselben besonders entwickelt. Ein einzelner Fruchtknoten, von der Rückseite betrachtet, sieht aus, als ob ein rundliches, dorsoventrales, in der Mitte längs durchschnittenes Laubblatt mit den Rändern zusammengelegt wäre. Die zwei Rückennerven verzweigen sich nämlich nur einseitig, nach der Mitte des Fruchtblattes zu. Zugleich sind diese Nerven am stärksten ausgebildet.

Gillenia trifoliata.

Der rötliche Becher hat eine röhrig-glockige Form mit scharf hervortretenden Rippen. Die Kelchzipfel sind länglich und zugespitzt; die schmalen weißen Blumenblätter sind in der Knospenlage gedreht und besitzen eine eigentümliche Nervatur. Die meisten Verzweigungen beginnen in oder über ihrem Stiel und laufen dann in großer Zahl nebeneinander her der Spitze zu. Nebenverzweigungen sind spärlich und sitzen in sehr spitzem Winkel an. Anastamosen sind nicht gerade häufig.

Im Hypanth ist in der Regel die Anordnung der Staminalbündel so, daß an einen Corollnerv drei ansitzen, von denen zwei seitlich in gleicher Höhe (meist im Bechergrunde) emergieren, das dritte aber vor dem Corollnerv verläuft und weiter oben mit ihm verwächst. Vor den Kelchnerven steht ein Staubblatt, dessen Bündelinsertionspunkt häufig tiefer liegt als der des entsprechenden des Corollnervs. In der Mitte des Hypanths liegen isoliert im Gewebe einzelne tracheale Elemente. Die Kelchnerven geben — ähnlich wie bei *Exochorda Alberti* — oben zwei Äste ab, die vor dem Eintritt in die Kelchzipfel erst einen S-förmigen Bogen beschreiben. In den Kelchzipfeln selbst laufen sie an deren Seite hin. Ihre Verzweigungen nach dem Rande zu sind einander häufig parallel, während nach der Mitte zu ein Leitbündelnetz von wechselndem Aufbau sich vorfindet.

Bei den in die Carpelle tretenden Nerven fehlt die sonst gewöhnlich auftretende Umschreibung eines annähernd spindelförmigen Hohlraumes. Nur eine schwache Einbuchtung nach der Mitte der Achse zu macht sich bemerkbar. Die auf der nach innen gekehrten Seite des Fruchtknotens gelagerten zwei Bündel vereinigen sich mit denen der fünf andern unter dieser Einbuchtung, während der auf der Rückseite der Carpelle emporsteigende Strang bedeutend tiefer sich an die Achsennerven anlegt.

Rosa canina.

Die Gattung *Rosa* ist charakterisiert durch die bekannte Gestalt des Receptaculums, das an seinem mehr oder weniger eingeschnürten und innen drüsig verdickten Rande die Perianth- und Staubblätter trägt, während die zahlreichen freien Karpiden seinen Grund und die Innenwand auskleiden. Ursprünglich sind zwei Ovula vorhanden, von denen jedoch eins atrophiert; die Früchte bilden sich in der Reife zu steinigen Nüßchen aus, während das Receptaculum mehr oder weniger fleischig wird. Nach Hofmeister besitzt *Rosa canina* folgende Anordnung der Staubfäden: Der äußerste Staminalkreis ist 30gliedrig. Vor den Interstitien der Glieder desselben entstehen Staubgefäße eines zweiten zusammengesetzten Wirtels mit Ausnahme der Räume zwischen dem vor der Mittellinie von Kelchblättern stehenden Staubblatte und seinen beiden seitlichen Nachbarn. Es folgt somit auf den 30gliedrigen Wirtel ein 20gliedriger. Hierauf bildet sich ein 30gliedriger Wirtel, dessen Glieder denen des ersten opponiert sind, dann ein 20gliedriger, dessen Blätter vor denen des zweiten stehen. Endlich zum Schluß noch ein 30gliedriger Wirtel, dem ersten und dritten gleichgestellt.

Rosa canina besitzt einen von allen bisher beschriebenen Blüten durchaus abweichenden Leitbündelverlauf, der besonders in dem krugförmigen Receptaculum sehr kompliziert ist. Wir finden zunächst, am stärksten ausgebildet, 10 Nerven, die Coroll- und Kelchnerven. Sie laufen aus dem Stengel ohne Krümmungen auszuführen nach der Ansatzstelle des Perianths. Ihre Verzweigung beginnt bereits im unteren Teil des Receptaculums, ist acropetal und ziemlich reichlich. Die Nebenäste der 10 Leitbündel stehen selten miteinander durch Anastomosen in Verbindung. An der

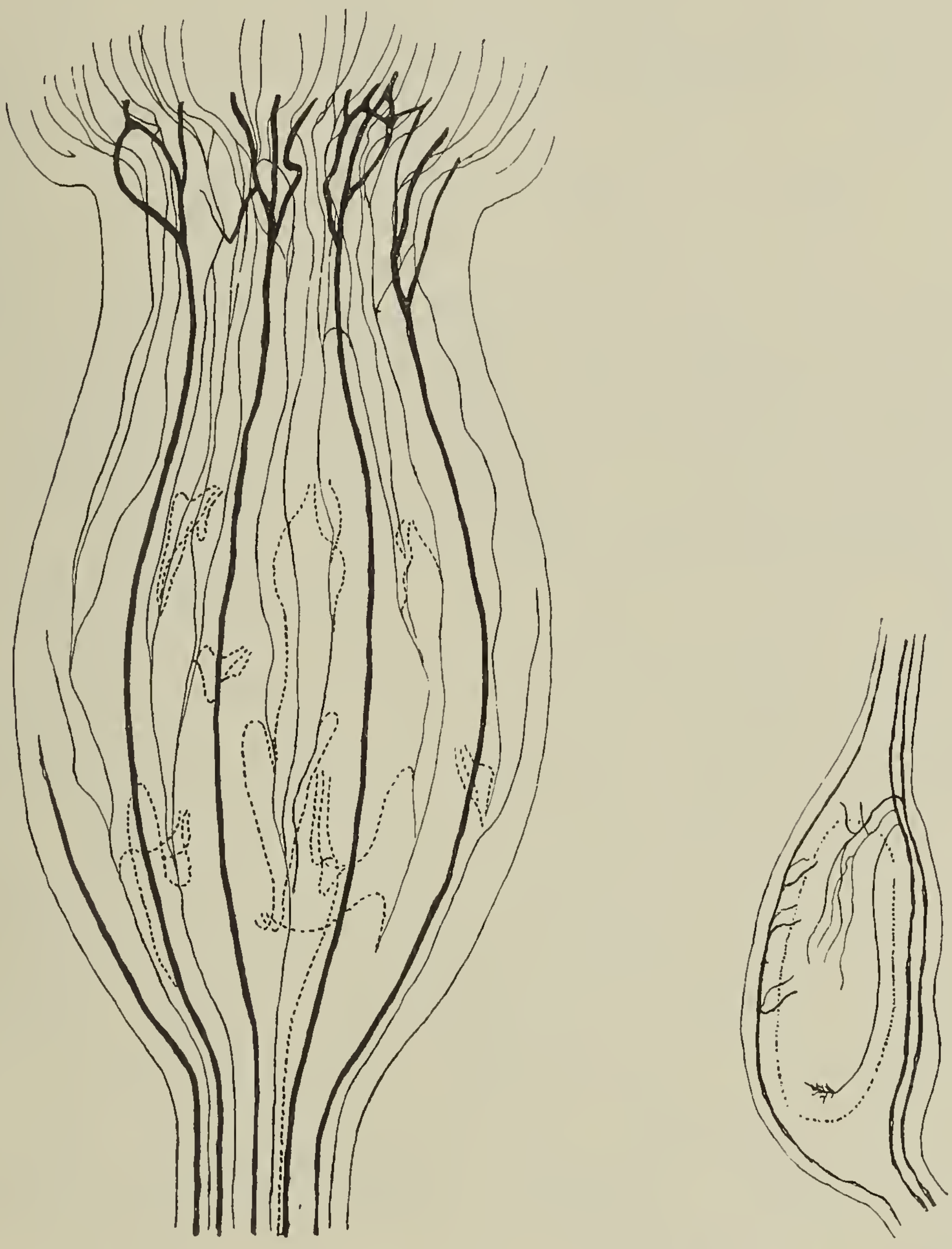


Fig. 5. *Rosa canina.* Bündel einer Krughälfte.

Stark: Die Hauptbündel (ihre Verzweigungen sind der Übersicht halber nicht eingetragen). Schwach: Staminalbündel. Punktiert: Die zu dreien in ein Carpell tretenden Bündel. Rechts: Nerven des Carpells.

halsartigen oberen Einschnürung des Kruges, unter den Kelch- und Kronblättern, sind jedoch Anastomosen Regel. Eine Gabelung zeigen nicht nur die Corollnerven, sondern alle senden jederseits zwei starke Äste ab. Häufig vereinigt sich dann je ein Gabelast zweier benachbarter Hauptnerven zu einem einzigen, sodaß ein Zickzackband von Leitbündeln dadurch entsteht. Die Entfernung der Kelch- und Corollnerven von der Epidermis ist annähernd konstant, auch in der den Krug abschließenden, nur einen kleinen Raum zum Durchtritt der Griffel übrig lassenden Gewebsmasse, während sich die Staubfadennerven dort anders verhalten.

Fassen wir den Verlauf der letzteren näher ins Auge, so finden wir, daß sie in dem krugförmigen Receptaculum und im Blütenstiel mit den Kelch- und Corollnerven in gar keiner Verbindung stehen. Obwohl sie nicht erheblich aus der Kreislinie, auf der diese liegen, heraustreten, verlaufen sie, mehr oder weniger im Bogen, unregelmäßig in dem Krug hinauf, ohne die Hauptbündel oder deren zahlreiche Verästelungen zu berühren. Im unteren Drittel des Receptaculums sind alle Staubblattbündel, die innerhalb zweier Hauptnerven liegen, zu einem einzigen vereinigt, das sich auch im Stiel nicht an andere Stränge anschließt, wenigstens nicht an die 10 Hauptbündel. Im mittleren Teil des Kruges liegen die einzelnen Staminalbündel ziemlich entfernt auseinander, um nach oben zu sich wieder zu nähern und untereinander zu anastomosieren. In der dicken Gewebsmasse an der Ansatzstelle des Perianths nähern sie sich mehr der Mitte, sodaß der Abstand von den Hauptnerven dort am größten ist, bilden ein dichtes Bündelnetz, verdicken sich unmerklich und laufen dann, nachdem sie sich gewöhnlich geteilt haben, in die einzelnen Staubfäden.

Der komplizierte Leitbündelverlauf in dem Receptaculum wird noch verwickelter durch die hinzukommenden Leitbündel der Fruchtblätter. Diese sitzen zerstreut auf der Innenseite und enthalten gewöhnlich drei Stränge (siehe die Figur). Diese Stränge gehen nie von Hauptnerven, sondern stets von Staubblattbündeln aus; teilweise kommen sie selbständig aus dem Stiel hervor. Das ist besonders der Fall bei dem im Grunde des Kruges sitzenden Karpellen. Der Verlauf der drei in den Fruchtknotenstiel tretenden Nerven kann ein verschiedener sein. Meist biegen sie direkt an ihrer Ansatzstelle um, laufen abwärts, machen nochmals eine scharfe Biegung, diesmal nach oben, und treten in den Fruchtblattstiel. Sie beschreiben also ungefähr die Form eines S. Die weiter nach oben angewachsenen Fruchtblattstiele zeigen jedoch diese Ausbildung der Nerven nicht; sie sind grade und gehen meist nur nach oben. Im Karpell selbst laufen zwei Nerven auf der Vorder-, ein sich rechts und links verästelnder auf der Rückseite. Von den vorderen sendet einer, da nur ein Ovulum vorhanden ist, einen Ast an dieses ab, außerdem — zur Blütezeit — jeder einen größern in den obern Teil des Fruchtknotens, der sich nach unten verzweigt. Häufig laufen nicht drei, sondern zwei Nerven in die Karpelle, von denen einer sich teilt und die zwei Bündel der Vorderseite bildet.

Da die Koroll- und Kelchnerven, wie oben bemerkt, im Becher sich nicht weiter unterscheiden, können die ersteren auch nicht allein die Innervierung der Seiten der Kelchblätter übernehmen, wie es bei *Geum* und vielen andern beschrieben wurde. In den Kelchblättern finden wir eine ziemlich gleichmäßige Nervatur, einen Hauptnerv, 2—3 diesem parallel laufende Nebennerven auf jeder Seite. Die an die Kelchblätter angewachsenen, kleineren lanzettlichen Blättchen zeigen ein von dem Typ der Kelchblätter abweichendes Strangsystem. Sie besitzen eine Mittelrippe, die sich beiderseits verästelt. Die Verästelungen biegen nahe dem Rande alle nach oben und verbinden sich mit dem nächst höheren Ast. Dann dringen von den so entstandenen Randsträngen wieder kleine Nerven nach der Mitte vor, die zum Teil ein eigenartiges Maschenwerk bilden.

Über die Nervatur der Corollblätter ist Besonderes nicht zu bemerken.

Querschnitte durch den Blütenstiel und das Hypanth von *Rosa canina* zeigen folgende Bilder:

Stielbasis: Die Bündel sind so verteilt, daß eine Anzahl von ihnen, zugleich die stärkeren, einen äußeren Kreis bilden, während eine größere Anzahl kleinerer mehr nach innen gelagert ist. Der äußere Kreis wird gebildet von den Kelch- und Corollnerven, der innere von den nicht mit diesen verbundenen Staubblatt- und Karpellnerven.

Stiel-Mitte: Das Bild ist fast genau dasselbe.

Krug-Basis: Die Staubblatt- und Karpellnerven rücken etwas an die Hauptnerven heran. Etwas höher bemerkt man, daß diejenigen der Staminal- und Karpellbündel, welche den Hauptnerven am nächsten sind, sich auch am meisten der Kreislinie nähern, auf der diese liegen, während die ungefähr in der Mitte zwischen zwei Hauptsträngen verlaufenden am weitesten davon entfernt sind.

Krug-Mitte: Es sind deutlich zwei Kreise von Leitbündeln vorhanden, ein äußerer, regelmäßiger, gebildet von Kelch- und Corollnerven samt deren Verzweigungen, und ein innerer, unregelmäßigerer der Staubfaden und Fruchtblattstränge.

Krug-Hals: Die Staminalnerven sind sehr zahlreich und weiter nach dem inneren Rande verlagert.

Lythrum salicaria.

Die Blüte dieser zu der mit den Rosaceen nicht in näherer Verwandschaft stehenden Familie der Lythraceen gehörig, besitzt einen typischen, verwachsenblättrigen Kelch mit fünf Außenkelchblättchen und fünf Zipfeln, die sich vor dem Entfalten dachig zusammenneigen. Am oberen Rande des Kelches, vor den Caliculuie blättchen, sitzen in einer Vertiefung die Corollenblätter an. Ds-Stamina sind dem Kelchgrunde eingefügt, und zwar liegen die Emergenzstellen der Stamina der Rückseite, d. h. vom Stamm abgekehrten Seite der Blüte am höchsten. Man hat zwar auch versucht, den Kelch als Blütenachse zu bezeichnen, doch ist seine

Kelchnatur ganz evident, so daß auch Koehne, der sich eingehend mit den Lythraceen beschäftigt hat, nur von Einfügung in den Kelch spricht. Der Leitbündelverlauf gleicht im wesentlichen dem mancher Potentilleen und besonders dem der Pruneen. Von den Hauptnerven des Kelches zeichnen sich die Corollnerven durch besondere Stärke aus. Der basale Teil des Kelches zeigt keine Verästelungen der Hauptnerven. Dieselbe beginnt erst unter den Kelchzipfeln, wo sich die Kelchnerven gabeln. Die Hauptverzweigung der Gabeläste liegt in der Gegend der Ansatzstelle der Blumenblätter. Dort stehen sie auch durch zahlreiche Anastomosen mit den Corollnerven in Verbindung. Die Stipulae zeigen einen einzigen, schwach verzweigten Mittelnerv. Die Bündel der Achse beschreiben in der Nähe des Kelchansatzes bei den Potentilleen (siehe diese) näher gekennzeichneten annähernd spindelförmigen Hohlraum. Bei den Insertionsverhältnissen der Stamina finden wir fast dieselben Modi, wie wir sie bei den Rosaceen vorfinden, wobei natürlich zu berücksichtigen ist, daß hier über jedem Hauptnerv nur ein Stamen steht und deshalb nur die Insertionsverhältnisse der über einem Hauptnerv inserierten Staminalbündel der Rosaceen in Frage kommen.

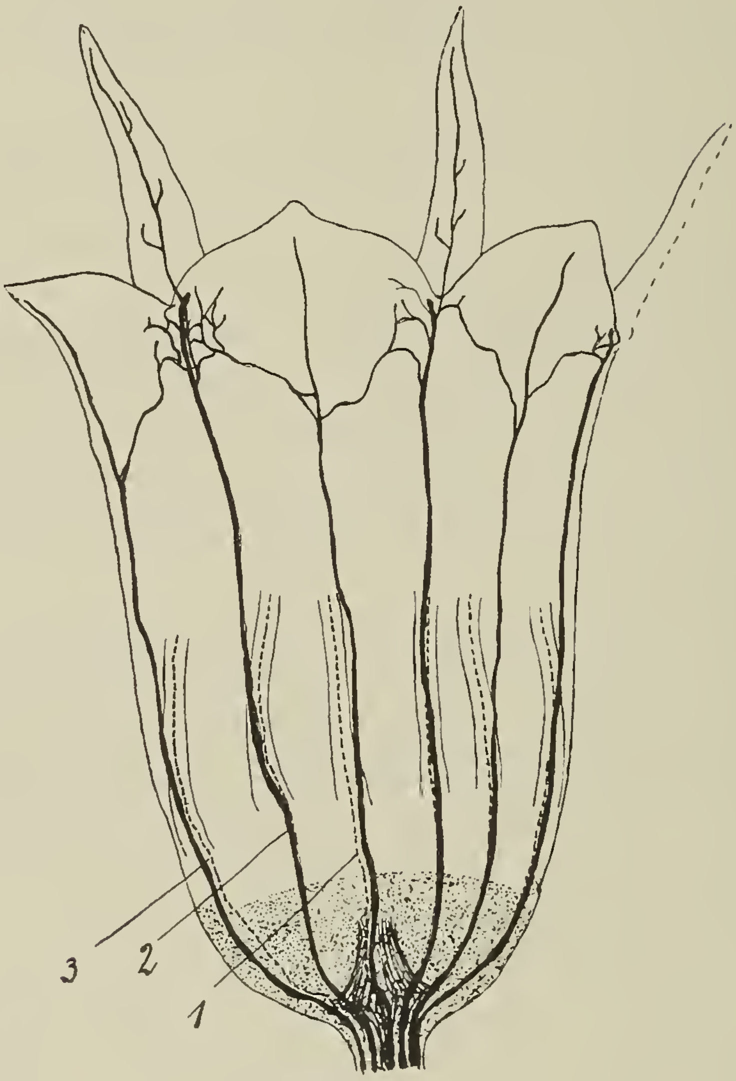


Fig. 6.
Lythrum salicaria. Bündel einer Kelchhälfte. (Kronblätter entfernt.) Staminalbündel punktiert.

Zusammenfassung und Erörterung der Ergebnisse.

Es wird sich empfehlen, die gewonnenen Resultate nach den verschiedenen Organen der untersuchten Blüten zusammenzustellen, derart, daß der Reihe nach die Nervatur des Hypanths, der Kelchzipfel, der Karpelle etc. besprochen werden soll.

A. Bündelverlauf im Hypanth.

Die Nervatur des Bechers besteht der Hauptsache nach nur aus den Kelch-, Coroll- und Staubblattnerven. Nebennerven der beiden ersteren kommen im unteren Teile des Hypanths selten vor, am reichlichsten sind sie gegen seinen oberen Rand hin. Verhältnismäßig gleichartig im ganzen Becher ist der Bündelverlauf bei *Spiraea opulifolia,* auch bei *Prunus armeniaca.* Die einzelnen Arten innerhalb einer Gattung weisen, was die Verzweigung der Hauptnerven anlangt, große Verschiedenheit auf. Im allgemeinen ist jedoch zu bemerken, daß die Corollnerven keine oder nur spärliche Verzweigung besitzen und diese meist den Kelchnerven zukommt. Anastomosen der Nerven sind häufig zu beobachten.

1. Richtungsverlauf.

Coroll- und Kelchnerven gleichen sich hinsichtlich des Richtungsverlaufs in allen wesentlichen Punkten. Meist verlaufen sie beide in ziemlich gerader Richtung durch den Becher, doch kommen auch hier innerhalb der einzelnen Gattungen Verschiedenheiten vor. Schnurgerade sind die Leitbündel bei *Amygdalus communis* und *nana,* auch bei *Prunus avium,* während sie bei *Prunus armeniaca* und *domestica* beispielsweise unregelmäßige Verbiegungen zeigen. Schlangenartige Windungen weisen manche Kelchnerven beim Eintritt in die Kelchlappen auf.

2. Stärke der Leitbündel.

Coroll- und Kelchnerven sind häufig gleich stark ausgebildet, zuweilen jedoch sind letztere stärker als erstere oder auch umgekehrt. Die Stärke steht nicht immer im Verhältnis zu der Fläche, die sie zu versorgen haben. Man könnte bei Blüten mit sehr ausgebildeten Stipularbildungen vermuten, daß die Corollnerven, die ja dann in ihrer Verlängerung den großen Außenkelch und die Blumenblätter zu versorgen haben, stets auch am mächtigsten ausgebildet sind, was aber nicht immer der Fall ist.

3. Verzweigung.

Ein Charakteristikum für die Corollnerven ist in der Regel die Bildung der Gabeläste, wenigstens kamen sie in der Mehrzahl der untersuchten Blüten vor. Zumeist zweigen sich die Gabeläste in fast gleicher Höhe vom Corollnerv ab, doch ist die Lage des Gablungspunktes sehr variabel. Bei *Prunus domestica* lag er in einem Falle im Grunde des Hypanths, bei *Prunus avium* liegt er dagegen so weit oben, daß man die Gabeläste auf den ersten Blick leicht übersieht.

Ist eine Stipula vorhanden, so kommen zwischen zwei Kelchzipfeln folgende Typen der Bündelverteilung vor:

a) Der Strumpf des Corollnerven (*St*), die Gabeläste (*A*) und der Stipularnerv (*S*) haben einen gemeinsamen Ausgangspunkt (1).

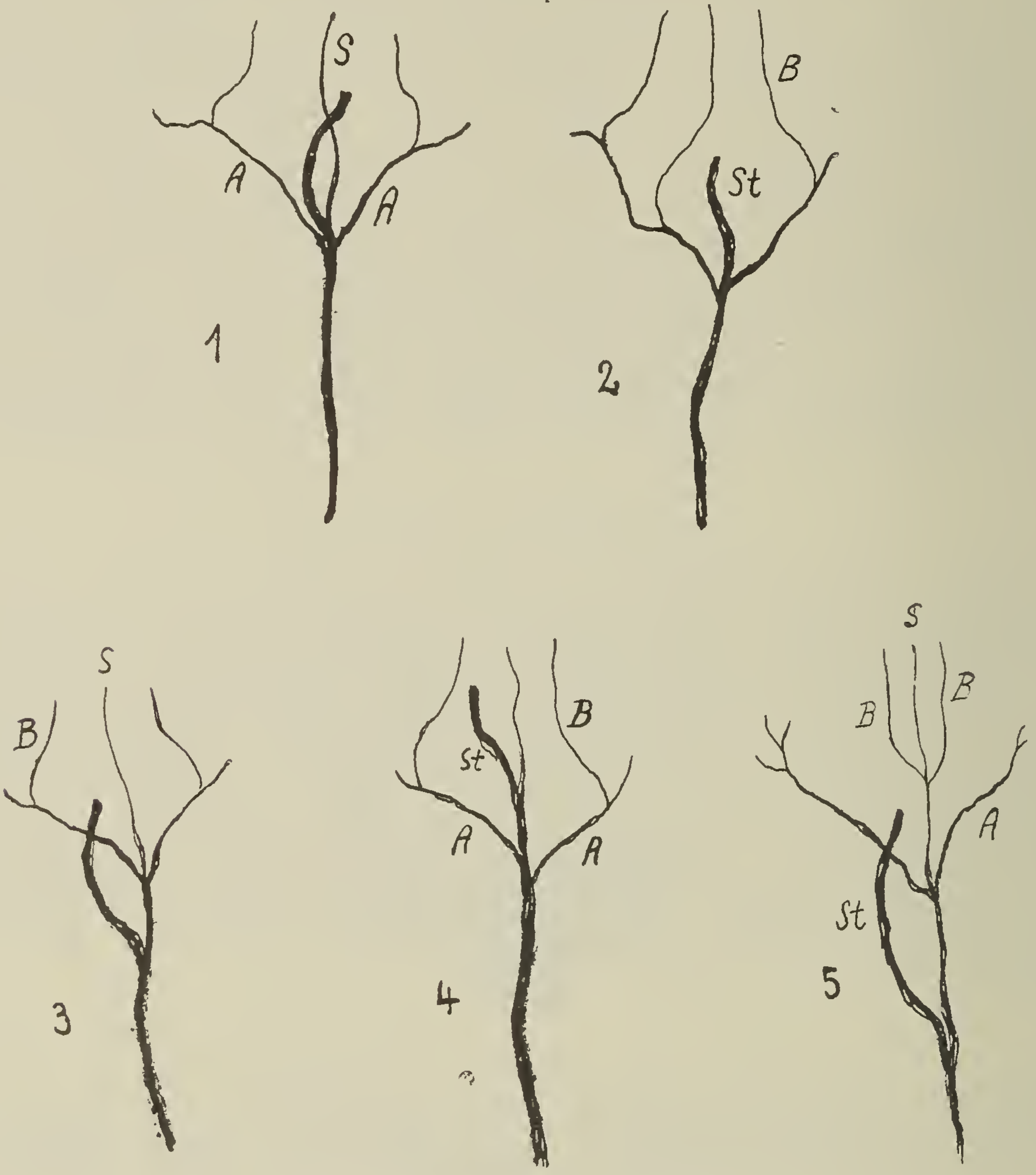


Fig. 7. Erklärung im Text.

b) Die beiden Gabeläste und der Stumpf des Corollnerven haben denselben (oder auch verschiedene) Ausgangspunkt(e), die Nebennerven der Stipulae und der Stipularnerv zweigen sich von den Gabelästen ab (2).

c) Der Ansatzpunkt des Stumpfes der Corollnerven ist unter oder über den Gabelästen eingefügt, sonst wie bei a (3 und 4).

d) Die Seitennerven der Stipulae (*B*) zweigen sich von dem Stipularnerv selbst ab, sonst wie bei c (5).

Von diesen verschiedenen Typen sind fast immer mehrere in einer Blüte vorhanden. In solchen jedoch, die eine unterschiedliche

Ausbildung der Stipulae zeigen (*Fragaria* z. B.), läßt sich eine Norm für die Anordnung der betreffenden Nerven gar nicht aufstellen.

Nicht selten kommt es vor, daß die Corollnerven die Gabeläste entbehren, indem dann die Kelchnerven eine entsprechende Verzweigung besitzen, besonders in Blüten ohne Außenkelch. So ist es z. B. bei *Exochorda Alberti.* Eine Anzahl von Fällen sind oben bei andern Blüten beschrieben. Teilweise haben die Corollnerven noch einen Gabelast behalten, während der andere durch einen Ast des Kelchnerven ersetzt ist.

Der Stumpf des Corollnerven, die Fortsetzung des Corollnerven bis zum Eintritt in das Blumenblatt, ist gewöhnlich kurz, häufig angeschwollen. Bei *Waldsteinia geoides* besitzt er einen verbreiterten Grund; bei *Geum rivale* ist er ziemlich lang und trägt ausnahmsweise auch Staubfadennerven.

4. Staubblattbündel.

Alle bisher besprochenen Nerven (der Stumpf des Corollnerven ausgenommen) sind dicht unter der Epidermis des Hypanths gelagert. Mehr nach innen zu liegen die Leitbündel der Staubblätter. Irgend eine bestimmte Anordnung ihrer Insertionspunkte vermochte ich nicht herauszufinden, da die denkbar größte Mannigfaltigkeit vorhanden ist. Alle Punkte der Coroll- und Kelchnerven kommen als Ansatzstellen in Betracht. In einigen Blüten sind die Nerven der äußersten Staubgefäße am tiefsten inseriert, in andern am höchsten; mitunter geht die Mehrzahl der Staminalstränge von den Corollnerven aus, in vielen andern Fällen wieder von den Kelchnerven. Sind doppelt soviel Staubfäden als Hauptnerven vorhanden, so tragen meist die Kelchnerven drei, die Corollnerven eins. Ausnahmen sind bei den einzelnen Blüten beschrieben. Die Stränge der direkt vor den Hauptnerven, besonders aber vor den Corollnerven befindlichen Staubgefäße schließen sich, bei den Pruneen fast ausnahmslos, bei andern häufig (bei *Geum* jedoch nie), am weitesten oben an ihren Hauptnerven an oder laufen direkt vor ihm her, ohne sehr viel nach rechts oder links auszuweichen. Typische Beispiele sind *Amygdalus* und *Prunus avium.* Ausnahmen kommen jedoch auch hier wieder vor. Eine regelmäßige Anordnung der Staubblattbündel fand ich nur bei *Ulmaria Filipendula.* Hier stehen sie der Reihe nach auf dem obern Teile der Hauptrippen, die obersten zu oberst, die innersten zu unterst. Bei *Ulmaria palmata* wird diese Ordnung schon nicht genau eingehalten. Ist eine sehr große Anzahl Staubfaden vorhanden, so sind ihre Nerven auch untereinander verbunden resp. zweigen sich alle von einem einzigen Bündel ab. Geradezu ein Wirrwarr von Staubfadenleitbündeln besitzt *Geum rivale.* Durch eine verschmälerte Zone im Bechergrunde ist die Emergenzzone der Staminalstränge sehr verengt: deshalb vereinigen sich oft eine große Anzahl und sitzen gemeinsam an. Auch die Stümpfe der Corollnerven dienen als Ansatzpunkte. Erklärlicherweise fehlen Verzweigungen der Hauptnerven. Bei *Geum rivale* fand ich auch blind endende Leitbündel, Sie erstreckten sich bis in die verschmälerte Zone im Hypanthgrunde und besaßen zumeist ein verdicktes Ende.

Unverwachsene Staminal-Leitbündel, d. h. solche, die sich an keine Hypanthbündel anschließen, sondern mehr oder weniger gebogen durch den Becher nach dem Stiel laufen und sich dort oder an die Nerven der Achsenprominenz anschließen, sind häufig vorhanden neben verwachsenen Staubfadenleitbündeln, die ihren Anschluß an die Hauptnerven nehmen, so daß in ein und derselben Blüte beide Arten nebeneinander zu finden sind. Einige Blüten (*Prunus laurocerasus*, *Ulmaria Filipendula* u. a.) besitzen keine frei herablaufenden Staminalstränge.

Rosa dagegen[1]) ist dadurch gekennzeichnet, daß in ihrem Hypanth sämtliche Staubblattbündel stets selbstständig neben den Hauptnerven des Bechers herlaufen und nie mit ihnen oder ihren zahlreichen Verästelungen in Verbindung stehen, auch nicht durch Anastomosen. Auf Querschnitten durch den Hypanthstiel sieht man, daß auch bis zum Grunde des Stieles die Staminalnerven von den Bündeln des Kruges gesondert sind.

Wir kommen jetzt zu der Frage, ob die Ermittelung des Leitbündelverlaufs im Hypanth der Rosaceen und in röhrenartige Organe ähnlicher Gestalt gestattet, zu dem Streit um die morphologische Deutung des Rosaceenhypanths Stellung zu nehmen. Blicken wir auf die gewonnenen Einzelergebnisse zurück, so ist zunächst von Bedeutung, daß der Becher von *Rosa* sich hinsichtlich seines Gefäßbündelverlaufs, insbesondere durch den Verlauf seiner Staminalleitbündel wesentlich von den Bechern der anderen untersuchten Rosaceen unterscheidet. Das Hypanth von *Rosa* wird schwerlich anders denn als Achsengebilde gedeutet werden dürfen, und wir können die andern untersuchten Rosaceengattungen insofern in wohlbegründeten Gegensatz zu *Rosa* stellen, als bei jenen der Bündelverlauf in dem umstrittenen Organ derselbe ist wie bei Blütenteilen ganz anderer Art, deren Blattnatur nicht in Frage gezogen worden ist, nämlich in dem Kelch von *Lythrum salicaria*. Die Staubfadenbündel dieser Pflanze laufen nämlich entweder dem Hauptnerven parallel und sitzen unten an einem Achsenbündel an (cf. die Abbildg. von *Lythrum*, 1), oder sie vereinigen sich mit dem Hauptnerv (2), oder, was jedoch selten beobachtet wurde, sie gingen aus ihrer Lage vor dem Hauptbündel heraus und liefen neben ihnen her der Achse zu (3). Der Gegensatz zwischen *Rosa* und den andern Rosaceengattungen einerseits, die Übereinstimmung zwischen den letzteren und *Lythrum* (hinsichtlich des Leitbündelverlaufs, der Ansatzverhältnisse der Kronblätter etc.) andrerseits, gibt meines Erachtens einen Grund ab, das Hypanth von *Prunus*, *Potentilla*, *Alchemilla*, *Comarum*,

---

[1]) Ich untersuchte drei Rosenarten: *Rosa canina*, *R. centifolia* und eine kleine, aus China importierte weißblühende Art, deren Namen ich leider nicht ermitteln konnte.

Gillenia u. s. w. im Gegensatz zum Hypanth von *Rosa* als Organ von Blattnatur anzusprechen. Ich glaube, daß es nicht richtig ist, wenn man *Rosa, Geum, Ficus*, wie Sachs und viele andere das tun, inbezug auf das Becherorgan auf gleiche Stufe stellt. Nach meiner Ansicht haben wir es in der großen Familie der Rosaceen mit verschiedenen Arten von Becherorganen zu tun: Bei der Gattung *Rosa* ist es unstreitig Achse, bei den Pomaceen Kelch und Achse (Frucht!), bei den Potentilleen, Pruneen u. s. w. aber Verwachsungsprodukt von Blattgebilden. Selbstverständlich kann diese Verwachsung nur im Sinne des Begriffes der kongenitalen gedacht werden. Vermutlich hat man auf Grund der vollständig klaren Verhältnisse bei *Rosa* und Pomaceen die Hypanthe der andern Rosaceen als vollständig gleiche Gebilde angesehen.

Schließlich möchte ich noch auf *Geum rivale* hinweisen. Die Verhältnisse bei dieser Pflanze vermag ich wegen des Gynophorstieles mit der Achsentheorie ganz und gar nicht zu vereinbaren. Die Entwicklungsgeschichte von *Geum rivale* ist ungefähr dieselbe wie bei *Waldsteinia* (S. 9), unterscheidet sich aber von der dieser durch die bald eintretende Bildung des erwähnten gestielten Gynophors. Solange die Blüte nicht vollkommen entwickelt ist, tritt dies nicht so deutlich hervor. Nach der Befruchtung aber beginnt mit einemmale eine starke Streckung des Gynophorstieles, sodaß das Fruchtköpfchen mit den zahlreichen geschwänzten Fruchtknoten das Hypanth weit hinter sich zurückläßt. Es scheint mir wenig passend, dieses kragenförmige Anhängsel nun als Achsenwucherung anzusprechen; vielmehr macht es gerade die Fortsetzung der Achse auch oberhalb des Bechergebildes zum Gynophorstiel wahrscheinlich, daß das Hypanth Blattnatur hat und ein „Verwachsungsprodukt“ ist. Daß auch bei *Geum* der Verlauf der Leitbündel in dem angeführten Sinne für diese Auffassung spricht, geht aus der Beschreibung derselben Seite 14 ff. hervor.

B. **Nervatur der übrigen Blütenteile.**

1. Nervatur der Kelchzipfel.

Der verschiedenartigen Form der Kelchzipfel entspricht eine große Mannigfaltigkeit des Leitbündelsystems. Durch die Mitte geht der verlängerte Kelchnerv, längs der Seiten laufen entweder die Gabeläste oder entsprechende Äste der Kelchnerven selbst. Sind die Stipulae recht groß ausgebildet (*Potentilla micrantha*), so wird die Kelchzipfelseite durch einen besonderen, starken Strang versorgt, der seine dickste Stelle zwischen Kelchzipfel und Nebenkelch erreicht und nach oben zu sich in die Flächen der beiden Blätter verteilt. Den Gabelästen (resp. deren Ersatznerven) fällt zuweilen die Hauptaufgabe der Zipfelinnervierung zu, zuweilen verteilen sie sich genau auf zwei Drittel von ihnen, zuweilen weist der Mediannerv die größte Verzweigung auf. Die Nebennerven der Gabeläste zeigen interessante Formen. Teils sind sie beschaffen wie die des Mittelnervs, bald tragen sie zum Unterschied von diesen bogige Verzweigungsäste, teils verzweigen sie sich nur nach dem Rande zu und lassen ein fast nervenfreies Feld zwischen sich, teils stehen sie mit dem Hauptnerven oder dessen Nebensträngen durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung, so daß eine Menge vieleckiger Felder entstehen (*Potentilla micrantha*). Anastomosen sind übrigens auch an der Basis der Zipfel zwischen Coroll- und Kelchnerven häufig. Bei *Exochorda* besitzen die Seitenäste der Kelchzipfel, ebenso wie der Mittelnerv, korkzieherartige Windungen an der Stelle, wo sie nach oben umbiegen. Eine ähnliche Anordnung der beiden großen Nebennerven des mittleren Leitbündels wie bei dieser Blüte, wo sie ein Dreieck beschreiben, ist fast immer vorhanden, wenn die Gabeläste auf diese Weise ersetzt sind. Stets laufen sie erst mehr oder weniger senkrecht zu den Hauptnerven an der Basis der Zipfel hin und wenden sich dann erst nach oben. Zweimal wurde beobachtet, daß zwischen zwei Hauptnerven des Bechers ein besonderes Leitbündel verlief, das sich in den Kelchzipfeln verzweigte. Häufiger waren schon die Fälle, wo Nebennerven des Bechers mit ihren Spitzen an der Innervierung teilnahmen. Bilden die Kelchzipfel nur wulstige Erhebungen (*Prunus laurocerasus*), so vereinfacht sich selbstverständlich das Leitbündelnetz derselben.

Die Stipulae, der Theorie nach zwei verwachsene Nebenblätter der Kelchblätter, zeigen, wenn sie nur als kleine Spitzen ausgebildet sind, entweder ein oder drei Bündel. Sind sie jedoch sehr groß, so besitzen sie ein ausgeprägtes Strangsystem, wobei hervorzuheben ist, daß die einzelnen großen Nerven mitunter alle parallel laufen. Dadurch unterscheiden sie sich dann von den Kelchzipfeln. Bei *Potentilla micrantha* tritt dies besonders zutage.

2. Nervatur der Blumenkronblätter.

Die Kronblätter zeigen in ihrem Bündelverlauf im großen und ganzen wenig wesentliche Unterschiede. Meist sind die Bündel ziemlich gleichmäßig verteilt, besonders gegen den Rand hin. Anastomosen kommen sehr häufig vor. Bei *Prunus armeniaca* erinnert die Nervatur an die typischer dikotyler Laubblätter (cf. S. 27), bei *Potentilla micrantha* finden sich zahlreiche vier- und vieleckige Felder, analog denen, wie sie die Kelchzipfel des inneren Kreises besitzen. *Gillenia trifoliata* zeigt fast parallele Nerven. Die Abzweigestelle der Nerven erster Ordnung im Blumenblatte liegt teils unter, teils in, meist über seiner Ansatzstelle.[1] Zugleich zeigt das erste Bündelpaar inbezug auf Verlauf auch am häufigsten Verschiedenheiten (*Fragaria, Exochorda* etc.). Marginale Verzweigung wurde nicht beobachtet. Was die Stärke der Leitbündel anlangt, so ist der Mittelnerv der dickste; doch sind Fälle keineswegs selten, in denen der Mittelnerv schwächer oder ebenso stark ist wie die Seitenäste. Erwähnt sei noch die auf Seite 33 näher gekennzeichneten isoliert im Gewebe liegenden trachealen Elemente, die nur bei *Amygdalus communis* sich vorfanden.

---

[1] Die Ablösung der Blumenblätter erfolgt in einer sehr deutlich ausgebildeten Trennungsschicht. Die Staubfäden besitzen eine solche nicht, sie vertrocknen einfach und werden häufig noch neben der reifen Frucht als braune, dürr gewordene Gebilde gefunden. Das erste Erscheinen jener Schicht scheint bei verschiedenen Arten zu verschiedener Zeit zu erfolgen. Bei den meisten ist sie schon in nicht mehr ganz jungen Blüten deutlich sichtbar.

3. Leitbündel des Blütenstieles, der Achsenprominenz und der Carpelle.

a) Stiel. Ist der Blütenstiel kurz (*Prunus armeniaca* z. B.), so fließen die nicht genau gesonderten Stränge alle an seiner Basis zusammen. In allen anderen Fällen ist die Zahl der Bündel meist nicht konstant, weil die Bündel der Achsenprominenz teils in verschiedener Höhe aus den in den Becher tretenden sich abzweigen, teils selbständig im Stiel verlaufen. Sind die Stielbündel in die Nähe des Hypanthansatzes gekommen, so laufen die einen in dasselbe, die anderen, für (die Achsenprominenz und) die (den) Fruchtknoten bestimmten aber zeigen alle eine Ausbuchtung nach außen oder innen. Im ersteren Falle umschreiben sie einen annähernd spindelförmigen Hohlraum. Eine Ausnahme macht *Gillenia trifoliata,* bei der die Nerven gerade in die Fruchtknoten treten. Der Durchmesser des Kreises an der größten Ausdehnungsstelle der Spindel kann verschieden groß sein. Bei den Pruneen ist er in der Regel gering. Bei einigen Potentilleen (*Potentilla rupestris, Comarum*) ist die Spindel weit auseinander gezogen und reicht bis in den Becher hinein. Gewöhnlich haben sich die einzelnen Leitbündel in dieser Gegend bereits einer Teilung unterzogen. Die Zahl der Achsenprominenzbündel ist bei den einzelnen Gattungen verschieden. Anastomosen finden sich am häufigsten in der Gegend des Becheransatzes; dort sind auch die Nerven häufig verdickt.

b) Achsenprominenz (Gynophor). Bei Potentilleen, Rubeen, Fragarieen u. a. ist die Bündelverteilung im Gynophor durchgängig dieselbe. An seiner Basis zerteilen sich die Leitbündel gewöhnlich und treten dann nacheinander in die einzelnen Fruchtblätter über. Die Mitte des Gynophors ist bündelfrei.

c) Fruchtblätter. Die Fruchtblätter sind meist nach demselben Grundtypus innerviert. Theoretisch aus einem Blatt entstanden, dessen Ränder sich zusammenneigen und verwachsen, besitzen sie drei Hauptleitbündel, zwei auf der Vorder-, eins auf der Rückseite. Anastomosen zwischen diesen Strängen können manchmal fehlen. Ihre sonstige Verzweigungsart sowie die von diesem Typus abweichenden Fälle sind bei jeder Art oben angegeben. Von den Nerven der Vorderseite gehen Äste an die (oder das) Eichen ab. Nehmen die Fruchtblätter nach der Befruchtung an Größe zu, so ändert sich auch naturgemäß die Stärke und Verzweigung der Leitbündel in ihnen.

C. Aufbau der Leitbündel.

Die Bündel des Hypanths zeichnen sich in vielen Fällen dadurch aus, daß sie flach und bandförmig erscheinen. Besonders ausgeprägt ist dies bei *Comarum palustre.* Eine solche Verbreiterung kann auch bei Haupt- und Staubfädenbündeln nur an bestimmten Stellen vorkommen. In der Regel tritt sie dann am oberen Hypanthrande auf. *Waldsteinia geoides* zeigt außerdem noch keulige Anschwellung der Stümpfe der Corollnerven. Die Xylemstränge bestehen teils aus fest zusammengefügten trachealen Zellen (*Amygdalus* z. B.), teils aus sehr lose zusammengefügten (*Fragaria*), bisweilen bestehen sie aus Stücken. Besonders tritt diese letzte Erscheinung bei *Prunus laurocerasus* zutage. Häufig zeigen auch die Bündel der Achsenprominenz eine Zusammensetzung aus kleinen trachealen Zellen, die ein stückeliges Aussehen derselben verursachen. Interessant sind auch Fälle, in denen Staubfadennerven stückelig zusammengesetzt erscheinen. — Staubfäden wiesen häufig vorübergehende Spaltung ihrer Stränge auf. Bei *Fragaria* teilen sich nicht selten über Hauptbündeln verlaufende Staminalnerven in ihrem untern Teil. Andrerseits kommt es vor, daß Staminalrippen im Hypanthgrunde getrennt emergieren, sich dann vereinigen, bald aber wieder trennen. — Blind endigende Leitbündel kommen nur bei *Geum rivale* vor (Staubfadennerven).

Als Hauptergebnis meiner Untersuchungen möchte ich zum Schluß nochmals hinstellen, daß der Verlauf der Leitbündel entschieden dafür spricht, das Hypanth der Rosaceen mit Ausnahme von *Rosa* und Pomaceen als kongenital verwachsenes Blattgebilde aufzufassen.

Literaturverzeichnis.

Baillon, Monographie des Rosacées in „Histoire des Plantes“. (Bot. Mag. A. 2595. 1877.)

Bentham-Hooker, Gen. plantar. I.

Botanische Zeitung, Herausgeg. von de Bary und Just. Leipzig 1882.

Čelakovský, Zur Lehre von den kongenitalen Verwachsungen. (Sitzungsber. der kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Jahrg. 1903. Prag 1904.)

Dickson, Transact. Bot. Soc. Edinburg. Vol. VIII.

Eichler, Blütendiagramme. I. II. Leipzig 1875.

Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig 1894. Darin: Focke, Rosaceen. Koehne, Lythraceen.

Goebel, Organographie der Pflanzen, insbes. der Archegoniaten u. Samenpfl. Jena 1898.

Grelot, Recherches sur le système libéroligneux floral de gamopétales bicarpelles.

Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1908.

Hofmeister, allgem. Morphologie.
Hooker, J. D., *Rosaceae* in Martius Fl. Br. XV.
Leunis, Synopsis der Pflanzenkunde (Frank). Hannover 1886.
Löw, Blütenbiol. Beiträge. (Pringsheim's Jahrb. 22. 458.)
Payer, Organogénie comparée de la fleur. Paris 1851.
Reiche, Über anat. Veränderungen, die in der Blüte vor sich gehen. (Pringsh. Jahrb. Bd. 16. p. 665: Rosaceen.)
Sachs, Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1873.
Schenk, Handbuch der Botanik. Breslau 1884.
Schiller, Untersuchungen über Stipularbildungen. (Sitzungsb. Kais. Acad. Wiss. Wien, nat.-math. Klasse. CXII. 1903.)
Schumann, Systematik. 1894.
Strasburger. Bot. Practicum. Straßburg 1902.
van Tieghem, Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris 1871.
Wydler, Flora. 1851.

Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung Arabis L.

nebst

allgemeineren Bemerkungen über Cruciferen-Idioblasten.

Von

Jos. Heinr. Schweidler.

Mit 54 Abbildungen im Text.

Auf die „Vorläufige Mitteilung“ über den gleichen Gegenstand hinweisend (Schweidler, I. 1905), bemerke ich, daß eine längerdauernde Erkrankung und verschiedene andere Umstände es mir bisher unmöglich machten, die begonnene Arbeit über die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen zu vollenden oder auch nur wesentlich über den Stand des Jahres 1905 hinaus, in welchem jene Mitteilung erschien, zu fördern. Die vorliegende Abhandlung ist daher in der Hauptsache nur eine genauere und detaillierte Ausführung eines Teiles der in der „Vorläufigen Mitteilung“ nur kurz skizzierten Ergebnisse.

Nur der I. Abschnitt bringt eine dort nicht enthaltene kritische Erörterung über das Verhältnis zwischen Protein und Myrosin in den Idioblasten, der II. Abschnitt ist dem Vorkommen von Chloroplasten in den Myrosinzellen eines bestimmten Lokalisations-Typus gewidmet, während der III. und größte Abschnitt die Idioblasten der Gattung *Arabis* L. s. l. vom anatomisch-systematischen Standpunkt aus behandelt, wobei die in der „Vorläufigen Mitteilung“ nicht erwähnte *Arabis Thaliana* L. mit einbezogen erscheint.

Weitere Abhandlungen über die Idioblasten anderer Cruciferen und Cruciferengruppen sowie über anatomisch-physiologische Beobachtungen an ihnen sollen, soweit es die mir zur Verfügung stehende freie Zeit zuläßt, in zwanglosen Intervallen folgen.

I. Abschnitt.

Myrosin und Protein in den Idioblasten.

Für die Idioblasten der Cruciferen existieren folgende Bezeichnungen:

1. Eiweiß-Schläuche (Heinricher. 1886. II. S. 7);
2. Myrosin-Schläuche (Spatzier. 1893. I. S. 48);
3. Myrosin-Zellen (Guignard. 1890. I. S. 11, und Solereder. 1899. I. S. 67).

Ob man für die Idioblasten die Bezeichnung „-Zellen“ oder „-Schläuche“ wählt, ist im Grunde genommen ziemlich belanglos. Faßt man jedoch ins Auge, daß die Idioblasten in vielen Fällen keine ausgeprägt schlauchförmige Gestalt besitzen, sondern häufig in nahezu vollständiger Übereinstimmung mit den Zellen des umliegenden Parenchyms, in welchem sie u. a. auch auftreten, durchaus parenchymatische, ja manchmal nahezu kugelige Ausbildung zeigen (z. B. bei Arabisarten der Sektionen *Pseudarabis* C. A. Mey. und *Turritella* C. A. Mey.), so dürfte der Guignard-Solerederschen Bezeichnungsweise „-Zellen“ der Vorzug gebühren; besonders wenn man noch berücksichtigt, daß der mit den Cruciferen verwandten Familie der Capparideen dieselben idioblastischen Elemente gleichfalls zukommen, ohne daß hier die bei zahlreichen Cruciferen beobachtete Schlauchform in Erscheinung tritt.

Doch das nur nebenbei. Wichtiger ist folgender Punkt: Seit dem Erscheinen der Arbeit Guignards (I.) wurde Heinrichers Terminus „Eiweiß-Zellen“ gänzlich fallen gelassen, und nur mehr die Bezeichnung „Myrosin-Zellen“ gebraucht, in der stillschweigenden oder auch ausgesprochenen Annahme, daß mit dem von Guignard (I. S. 11) geführten Nachweis, daß das Enzym Myrosin im Innern der „Eiweiß-Schläuche“ Heinrichers lokalisiert ist, die Identität des in den Idioblasten gespeicherten Eiweißkörpers mit dem Enzym Myrosin festgestellt sei. Die Sachlage ist jedoch eine andere. Allerdings wurde von Guignard (II. S. 250) durch geeignete Versuche dargetan, daß die Idioblasten der Cruciferen ein für die letzteren spezifisches und in der pharmazeutischen und physiologischen Chemie schon seit längerer Zeit bekanntes Enzym — das Myrosin — enthalten, allein damit ist noch nicht der Nachweis erbracht, daß das Enzym mit dem Eiweißstoff der Idioblasten identisch ist. Man ist ja überhaupt bezüglich der chemischen Natur der Enzyme über Wahrscheinlichkeitsschlüsse und Vermutungen nicht weit hinausgekommen, und die Eiweißnatur nicht nur des Myrosins im besonderen, sondern auch der Enzyme im allgemeinen ist noch immer einigermaßen problematisch. Es muß allerdings betont werden: „Soweit es möglich war, die Enzyme frei von Beimengungen bekannter Substanzen darzustellen, geben sie, mit einigen wenigen zweifelhaften Ausnahmen, die allgemeinen Eiweißreaktionen. Vor allem färben sich ihre Lösungen bei Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak gelb, d. h. sie geben die sog. Xanthoproteïn-Reaktion“ (Greene. I. S. 398). Da wir aber noch kein Kriterium für die Reinheit der darstellbaren Enzympräparate besitzen (Greene, a. a. O.), so läßt sich höchstens von der wahrscheinlichen Eiweißnatur der Enzyme sprechen; der exakte Nachweis derselben steht noch aus.

Allerdings geben gerade die das Myrosin enthaltenden Zellen der Cruciferen oft außerordentlich starke Eiweißreaktionen (speziell mit Millonschem Reagens). Aber „so schlagend auch diese Reaktion ist, so kann sie doch nicht als eine für das Enzym charakteristische angesprochen werden, denn sie kann auch ebensogut von anderen Bestandteilen der Zelle herrühren. Sie kann wohl dazu dienen, nachzuweisen, wo sich das Myrosin befindet, sie kann aber ebensogut von einer das Myrosin begleitenden Substanz herrühren“ (Greene. I. S. 400). Der gegenwärtige Stand unseres Wissens über die Natur des Inhaltes der Cruciferen-Idioblasten ist der, daß wir sagen müssen: die Idioblasten der Cruciferen enthalten sowohl Eiweiß als auch Myrosin; diese beiden Substanzen sind möglicher Weise identisch, nicht ausgeschlossen aber ist, daß sie durchaus verschiedene, aber in den Idioblasten stets miteinander vergesellschaftete Körper sind. Die endgültige Entscheidung darüber, welche von beiden Möglichkeiten die zutreffende ist, ist der Zukunft vorbehalten und ist ein Teil des allgemeineren Problems der Konstitution der Enzyme überhaupt.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß es unzulässig ist, den in den Cruciferen-Idioblasten nachweisbaren Eiweißstoff ohne weiteres „Myrosin“ zu nennen, wie dies z. B. Spatzier tut, wenn er schreibt (Spatzier. I. S. 48): „Guignard blieb es vorbehalten, den wahren Wert dieser Zellen (der „Eiweißschläuche“ Heinrichers) festzustellen. Er zeigte, daß die Idioblasten kein Eiweiß, sondern das albuminoide Myrosin enthalten. Die Zellen sind demnach als Myrosinschläuche zu bezeichnen.“ Abgesehen von der Unrichtigkeit des Passus, daß die Idioblasten kein Eiweiß enthalten, da dies einerseits von Guignard nicht behauptet worden war und andererseits mit Spatziers eigenen Untersuchungen im Widerspruch steht, indem er sämtliche mikrochemischen Eiweißreaktionen mit dem Inhalte der Idioblasten mit positivem Erfolge ausgeführt hat, so ist es Guignard selber, der sich darüber vollkommen klar war, daß Myrosin und Eiweiß in den Idioblasten ganz gut verschiedene Dinge sein können. Auf S. 48 (Guignard. I) heißt es: „Est-elle (la matière albuminoide der Idioblasten) formée par un corps chimique unique, ou bien la substance qui agit comme ferment n'en représent'-t-elle qu' une partie, douée d'une constitution différente? C'est une question que l'état actuel de nos connaissances sur la nature des ferments ne permets pas de résoudre.“

Ebenso unzulässig ist es, die in den Idioblasten ruhender Cruciferensamen zur Beobachtung gelangenden Körner, welche in Wasser und Glycerin löslich sind und sich Reagentien und Farbstoffen gegenüber als Eiweißkörner präsentieren, schlechthin „Myrosin-Körner“ zu nennen, wie dies Spatzier tut (I. S. 66). Die Idioblasten ruhender Samen enthalten tatsächlich Myrosin, aber in welcher Form, das wissen wir nicht. Ebensowenig wie wir wissen, in welcher Beziehung das Myrosin zu den Proteinkörnern steht.

Geradesogut als es mit den Proteinkörnern der Samen-Idioblasten identisch sein kann, geradesogut kann es nur einen verschwindend kleinen Teil dieser Körner ausmachen. Schließlich können die beobachteten Körner auch das Zymogen repräsentieren, aus welchem erst bei der Keimung der Samen oder beim Zerreiben derselben mit Wasser das Enzym durch irgend eine Veränderung (Hydrolyse) entstehen muß. Alle diese Möglichkeiten sind gegeben; welche zutrifft, wissen wir nicht. Wohl aber steht fest, daß die fraglichen Körner die Reaktionen der Proteinsubstanzen geben, woraus hervorgeht, daß die einzig richtige Bezeichnung für dieselben „Eiweiß- oder Proteinkörner“ ist.

Dasselbe gilt von den Körnern des Koagulats, welches bei Fällung des idioblastischen Inhalts der Eiweißzellen mittels Alkohol oder anderer Fällungsmittel entsteht. Es wäre verfehlt, sie als Myrosinkörner zu bezeichnen, weil man nicht weiß, wieviel an ihnen Myrosin ist.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß die Termini „Eiweißzellen“ und „Myrosinzellen“ vollständig gleichberechtigt sind. Daher sollen sie auch in der Folge nebeneinander benutzt werden.

II. Abschnitt.

Der Chlorophyllgehalt der Mesophyll-Idioblasten.

Bisher waren in den Cruciferen-Idioblasten folgende Inhaltsbestandteile nachgewiesen worden:

1. Plasmaschlauch und Zellkern (Heinricher. II. S. 55).
2. Eiweiß im Zellsaft gelöst (Heinricher. II. S. 54).
3. Myrosin (Guignard. I. S. 20).
4. Stärke (Heinricher. II. S. 57, in den Eiweißzellen der Laubblätter von *Arabis sagittata* DC.; Spatzier. I. S. 61, in den Eiweißzellen des Rhizoms von *Cochlearia Armoracia* L.).

Von den genannten Autoren wurde die Chlorophyllfreiheit der Myrosinzellen ausdrücklich hervorgehoben. (Vgl. Guignard. I. S. 16 und 46; Heinricher. II. S. 54; Spatzier, I. S. 61.)

Im Gegensatze hierzu habe ich gefunden, daß den Idioblasten in den grünen Blättern das Chlorophyll nicht durchaus mangelt. Chloroplasten sind vielmehr in gewissen Myrosinzellen der Blätter vorhanden, aber allerdings infolge mannigfacher Umstände leicht zu übersehen. Selbstverständlich treten sie nur in solchen Idioblasten auf, welche im grünen Assimilationsparenchym der Blätter liegen und die ich Mesophyll-Idioblasten nenne. In den an die Leitbündel des Blattes gebundenen Myrosinzellen (Leitbündel-Idioblasten) wird man höchstens nach Leukoplasten zu suchen haben.

Bisher habe ich Chloroplasten in den Eiweißzellen der Blätter bei folgenden Cruciferen gesehen, die demnach alle Mesophyll-Idioblasten besitzen:

1. *Arabis alpestris* Schleich.	Laubblätter.
2. „ *ciliata* R.Br.	
3. „ *hirsuta* Scop.	
4. „ *rosea* DC.	
5. „ *sagittata* DC.	
6. *Brassica nigra* Koch.	
7. *Brassica Napus* L.	
8. *Brassica oleracea* L.	
9. *Cochlearia Armoracia* L.	
10. *Iberis pinnata* L.	
11. *Moricandia arvensis* DC.	
12. *Raphanus sativus* L. (Radieschen)	Keim- und Laubblätter.
13. *Sinapis alba* L.	

Es ist aber unzweifelhaft, daß die Chloroplasten einen integrierenden Bestandteil der Mesophyll-Idioblasten ausmachen. Ob auch die Parenchym-Idioblasten im Assimilationsparenchym der Stengel oder in den grünen Blattorganen der Blütenregion (Kelch und Schotenklappen) chlorophyllhaltig sind, habe ich nicht geprüft, doch halte ich es für sehr wahrscheinlich.

Daß der Chlorophyllgehalt der Eiweißzellen im Assimilationsparenchym der Blätter der Beobachtung bisher entgangen ist, ist in folgenden Umständen begründet:

1. Die relative Kleinheit der Chloroplasten in den Myrosinzellen. Sie sind meist nur halb so groß als die der angrenzenden Assimilationszellen. So stellt sich das Verhältnis der Durchmesser der Chloroplasten in den Eiweiß- resp. in den Assimilationszellen der grünen Keimblätter von *Sinapis alba* in einem gewissen Stadium der Entwicklung der jungen Pflänzchen ziemlich genau auf 1 : 2 (c. 2 μ : 4 μ) (Fig. 1). Dasselbe Verhältnis fand ich in den Laubblättern von *Brassica nigra*. In anderen Fällen war der Unterschied nicht so bedeutend, wie z. B. in den grünen Keimblättern von *Raphanus sativus*, wo die Differenz zwar merklich war, aber keineswegs das obige Verhältnis erreichte.

Die Größe der Chloroplasten in den Eiweißzellen scheint mir jedoch nicht konstant zu sein, vielmehr vom Alters- und Entwicklungsstadium des Blattes abzuhängen. Wenigstens fand ich, daß in alten Keimblättern von *Sinapis alba* und in alten Grundblättern von *Arabis hirsuta*, wo die Idioblasten ziemlich eiweißarm sind, die Chloroplasten derselben sich der Größe nach kaum von denen gewöhnlicher Assimilationszellen unterscheiden, während sie in jüngeren Organen einen bedeutend kleineren Durchmesser aufweisen. Es scheint hier mit zunehmendem Alter der Organe und mit der damit Hand in Hand gehenden teilweisen Entleerung der Eiweißzellen ein Ergrünen und eine allmähliche Größenzunahme der Chloroplasten einzutreten. Es wäre nicht uninteressant, diese Verhältnisse genauer zu verfolgen.

2. Die starke Lichtbrechung der im Zellsaft gelösten Proteinsubstanz in lebenden Schnitten. Sie hat zur Folge, daß die oft an und für sich zarten und unscheinbaren Chloroplasten

sich nur sehr wenig und ohne scharfe Konturen abheben können. Am besten lassen sie sich bei starker Abblendung — eventuell verbunden mit schiefer Beleuchtung — zur Ansicht bringen.

3. Die schwächere Grünfärbung der Chloroplasten in den Eiweißzellen. Sie erscheinen im Vergleich zu den Chloroplasten der Assimilationszellen bedeutend blasser. Der Grund dafür liegt einerseits sicherlich in ihrer relativen Kleinheit und Zartheit, andererseits dürfte das oben erwähnte hohe Lichtbrechungsvermögen des Zellsaftes zu ihrer Aufhellung beitragen.

4. Die relativ geringe Anzahl der Chloroplasten in den Eiweiß- im Vergleich zu den grünen Parenchymzellen. Während die Chloroplasten in den grünen Mesophyllzellen meist dicht nebeneinanderliegend die Wände zum großen Teil bedecken, erscheinen sie in den Myrosinzellen meist viel spärlicher und sind oft durch große Zwischenräume voneinader getrennt (siehe auch Schweidler. I. Tafel XII. Fig. 1). In älteren Kotyledonen von *Sinapis alba* und *Raphanus sativus* hingegen konnte ich eine so auffällige Differenz in der Zahl der Chloroplasten zwischen Eiweiß- und Mesophyllzellen nicht bemerken. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um eine Korrelation zwischen der teilweisen Entleerung der Myrosinzellen im Laufe der Blattentwicklung und der Zahl der Chloroplasten, wie sie auf Seite 426 bezüglich der Größe der letzteren als wahrscheinlich bezeichnet wird.

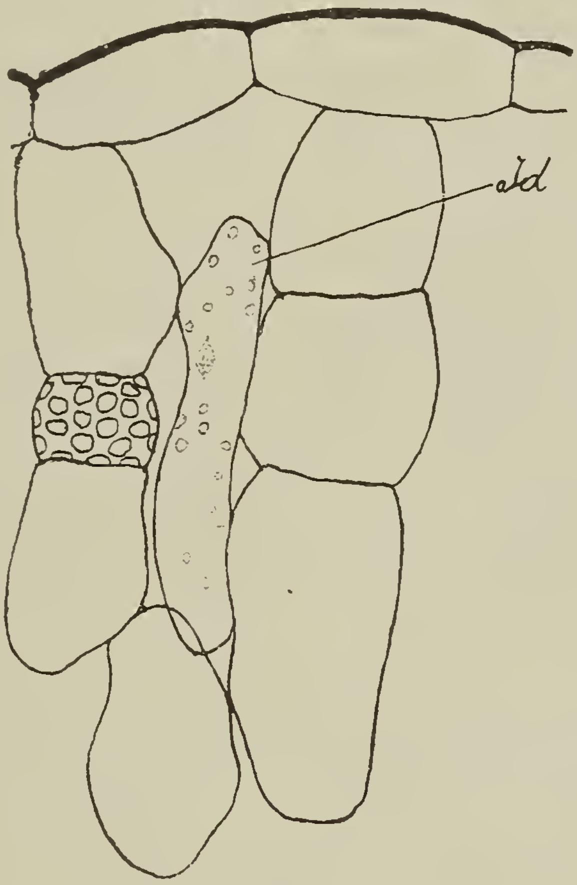


Fig. 1. *Sinapis alba.*
Mesophyll-Idioblast *(Id)* im Palisadenparenchym des Keimblattes mit Chloroplasten. Zum Vergleiche sind in einer Assimilationszelle die letzteren ebenfalls eingezeichnet (270 : 1).

5. Die Schwierigkeit, die Idioblasten in lebenden Schnitten zu finden. Es ist schon an fixierten und gefärbten oder mit Millonschem Reagenz behandelten Schnitten nicht immer

leicht, die Eiweißzellen zu finden (s. S. 469), wenn sie infolge gestaltlicher Übereinstimmung mit den sie umgebenden Zellen und gleichzeitiger Inhaltsarmut sich von der Nachbarschaft nicht genügend abheben. Diese Schwierigkeit kommt bei der Untersuchung lebender Schnitte umsomehr in Betracht, als man hier auf ein Hervorheben der Idioblasten durch Inhaltsfärbung verzichten muß. Man ist hierbei auf etwaige morphologische Besonderheiten der Eiweißzellen (Gestalt und Membrandicke), auf das stärkere Lichtbrechungsvermögen bei reichlichem Inhalt oder auf die scheinbare Chlorophyllfreiheit als Wegweiser zu ihrer Auffindung angewiesen. Sehr störend wirkt auch die in den Interzellularen lebender Schnitte eingeschlossene Luft. Rechnet man noch dazu die Labilität der Chloroplasten, die bei ihrer Zartheit in den Eiweißzellen noch mehr in die Wagschale fällt, so wird man selbst in Fällen, wo es nicht gelingen wollte, in Mesophyll-Idioblasten lebender Schnitte Chloroplasten zu finden, an die Möglichkeit zu denken haben, daß sie durch eine schwache, unsichtbare Verletzung des Idioblasten desorganisiert sein können.

6. Die oben aufgeführten Momente kommen hauptsächlich beim Studium lebender Schnitte in Betracht. Tatsächlich wurde ich jedoch an mit Alkohol 96% fixierten und mit Säurefuchsin gefärbten Schnitten auf den Chlorophyllgehalt der Myrosinzellen aufmerksam. Und zwar waren es Querschnitte durch Keimblätter von *Sinapis alba*. Trotzdem aber sind die Chloroplasten der Eiweißzellen auch an fixierten und tingierten Schnitten nicht immer leicht zu konstatieren, da sie hier von der koagulierten Eiweißmasse meist vollständig verdeckt werden. Nur wo die Einweißmenge der Idioblasten gering ist, wie in alten Kotyledonen von *Sinapis alba*, heben sie sich von dem Eiweißkoagulat deutlich genug ab, um mit Sicherheit erkannt zu werden. In Idioblasten mit reichlichem Inhalt wirkt auch noch die gleichsinnige intensive Tinktionsfähigkeit des letzteren störend und die Chloroplasten verdeckend.

Durch die oben angeführten Merkmale: die relative Kleinheit und Zartheit, die schwache Grünfärbung und die relativ geringe Anzahl, erscheinen die Chloroplasten in den Myrosinzellen als reduzierte oder in ihrer Entwicklung und Ausbildung gehemmte Gebilde. Nichtsdestoweniger ist an ihrer Funktionstüchtigkeit nicht zu zweifeln, wenn sie auch nicht die volle Leistungsfähigkeit normaler Chloroplasten zeigen. Die mikroskopische Jodprobe auf Stärke wurde bei sämtlichen auf Seite 426 angegebenen Pflanzen ausgeführt und bei allen Stärke in den Eiweißzellen gefunden. Wurden hierzu Blätter benutzt, die den Tag über in der Sonne assimiliert hatten, so ließen sich die Stärkekörnchen durch einfache Jod-Alkohol-Behandlung der Schnitte in den Chloroplasten selbst nachweisen.

Die in Mesophyll-Idioblasten auftretende Stärke, die in einem Falle bereits von Heinricher (II. S. 57) beobachtet worden war, ist demnach Assimilationsstärke, die von Chloroplasten produziert wird. — Die in chlorophyllfreien Reserveorganen (Rhizom von

Cochlearia Armoracia) von Spatzier (I. S. 63) in den Myrosinzellen gefundene feinkörnige Stärke läßt auf das Vorhandensein von Leukoplasten in denselben schließen, deren Nachweis noch aussteht. — Interessant wäre es auch, die Leitbündel-Idioblasten auf eventuell darin vorkommende Plastiden zu prüfen.

Heinricher hat die Ansicht ausgesprochen, daß die Eiweißzellen der Cruciferen sich phylogenetisch von den Milchröhren der Papaveraceen resp. von den Schlauchzellen der Fumariaceen ableiten (Heinricher. II. S. 73): „So lassen sich demnach durch die ganze Reihe der Rhoeadinen spezifische histologische Elemente hindurch verfolgen. Den Ausgangspunkt derselben haben wir in den milchenden Papaveraceen zu suchen. Es tritt dann zunächst eine morphologische Reduktion dieses Gewebeelementes schon innerhalb der Papaveraceenfamilie ein, welches sich in physiologischer Beziehung wahrscheinlich nach mehrfachen Richtungen differenziert. Eine dieser Richtungen führt auf die Schlauchzellen der Fumariaceen hin, von denen aus man sich weiter den Anschluß an die Eiweißschläuche der Cruciferen denken kann. Allerdings ist die Abzweigung der Cruciferen nicht weniger gut von einem Zweige der Papaveraceen aus zu denken. In jedem Falle, und dies ist die Hauptsache, erscheint die Zusammengehörigkeit der Familien gefestigt."

Heinricher erblickt demnach in den Eiweißzellen der Cruciferen reduzierte Milchröhnen resp. Schlauchzellen. Bei manchen Cruciferen geht nun diese Reduktion so weit, daß sie sich von den Zellen des Gewebes, in welchem sie liegen, kaum unterscheiden. So z. B. besitzen die Mesophyll-Idioblasten (und nur um diese handelt es sich bei dieser engeren Betrachtung) der Arabisarten aus den Sektionen *Turritella* und *Pseudarabis* nahezu vollständig die Gestalt und Größe gewöhnlicher, parenchymatischer Assimilationszellen. Ja bei einigen Arten, wie z. B. *A. Allionii* DC. und *A. bryoides* Boiss., sind sie meist fast isodiametrisch bis kugelig. In der Sektion *Euarabis* C. A. Mey. endlich finden sich aller Wahrscheinlichkeit nach überhaupt keine morphologisch oder inhaltlich als Eiweißzellen anzusprechende Elemente (s. S. 463).

Ferner variiert der Inhalt bei den verschiedenen Pflanzen in quantitativer Hinsicht außerordentlich stark — vom Vollgepfropftsein mit Eiweißkörnern in fixierten Schnitten (z. B. in manchen Exemplaren von *Moriandia arrensis* DC.) bis zu fast vollständigem Fehlen von Körnern in durch ihre Gestalt noch deutlich kenntlichen Idioblasten (z. B. bei *Arabis Vochinensis* Spreng.).

Schließlich aber finden sich in den Mesophyll-Idioblasten Chlorophyllkörner. Darin liegt nun gewiß nichts besonderes. Sie sind aber einerseits klein, zart und nur schwach grün gefärbt und zeigen andererseits bei manchen Pflanzen die Eigentümlichkeit, mit allmähliger Abnahme des Proteingehaltes der Eiweißzellen im Laufe der Blattentwicklung größer zu werden (vgl. S. 426). Was folgt daraus? Ich glaube, man ist berechtigt, zu vermuten, daß es sich hier um einen teils beginnenden, teils bereits durchgeführten Funktionswechsel der Myrosin- oder Eiweißzellen des Mesophylls handle.

Sie befinden sich vermutlich in einem Übergangsstadium von Eiweißspeicherzellen zu gewöhnlichen, assimilierenden Mesophyllzellen.

In der Annahme eines derartigen Funktionswechsels der Idioblasten hätten wir eine plausible Erklärung nicht nur für ihre häufige Inhaltsarmut (die aber außerdem sicher auch von Standorts- und Ernährungsbedingungen abhängen mag), sondern auch einerseits für ihre vielfach sehr starke morphologische Reduktion gegenüber dem entsprechenden Elemente der Papaveraceen und Fumariaceen, andererseits für die in der Regel zu beobachtende Kleinheit und geringe Anzahl der Chloroplasten in den Eiweißzellen. Die letztgenannte Erscheinung läßt sich mit dieser Annahme am besten dahin deuten, daß die Chloroplasten infolge der noch in größerem oder geringeren Maße vorhandenen Reste der früheren Funktion noch nicht ihre volle Ausbildung und Funktionsfreiheit erlangt haben. Die morphologische Reduktion der Idioblasten hinwiederum stellt sich einfach als eine korrelative Folge des Funktionswechsels dar.

Der letztere, der genau betrachtet eine Rückkehr zum histologischen Bau des gemeinsamen Vorfahrenstammes der *Rhoeadales* bedeutet, da man wohl annehmen darf, daß die idioblastischen Elemente der hierher gehörigen Familien sich phylogenetisch aus gewöhnlichen, ursprünglich nicht idioblastischen Gewebeelementen ableiten, hat natürlich die Existenz von Plastiden in den Idioblasten zur Voraussetzung, durch deren allmähliges Ergrünen der Funktionswechsel der Idioblasten eingeleitet würde. Den Besitz von Plastiden müssen aber die Eiweißzellen von den homologen Elementen ihrer Vorfahren überkommen haben. Wenn wir daher mit Heinricher die Eiweißzellen der Cruciferen von den idioblastischen Elementen der Papaveraceen und Fumariaceen ableiten, so sind wir berechtigt, in den Idioblasten der beiden letztgenannten Familien nicht nur Plastiden, sondern sogar grüne Chloroplasten zu vermuten. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß schon bei den Fumariaceen, vielleicht sogar noch früher bei jenen Papaveraceen, welche keine gegliederten Milchröhren, sondern teils reihenförmig geordnete, teils isolierte Milchsaftzellen oder ähnliche Elemente besitzen (z. B. *Glaucium, Sanguinaria, Eschscholtzia;* vgl. Solereder. I. S. 63), bereits ein Ergrünen dieser Plastiden und damit ein Funktionswechsel der Idioblasten eingeleitet erscheint. Die wesentliche Bedingung hierfür — Lokalisation der Idioblasten im Assimilationsparenchym — ist ja bei den meisten der in Betracht kommenden Gattungen der Fumariaceen und Papaveraceen erfüllt (s. Solereder. I. S. 64 und 65).

III. Abschnitt.

Die Eiweißzellen der Gattung Arabis L.

A. Einleitung.

Die Gattung *Arabis* L. wurde für die vorliegende Untersuchung in ihrem weitesten Umfang genommen, also mit Einbeziehung von

Turritis L. und *Stenophragma* Čelak. In dieser Umgrenzung zerfällt die Gattung in folgende Sektionen (z. T. nach Prantl. II. S. 193):

Arabis L.

1. Sekt. *Turritis* L.
2. „ *Cardaminopsis* Boiss.
3. „ *Stenophragma* Čelak.
4. „ *Pseudarabis* C. A. Mey.
5. „ *Turritella* C. A. Mey.
6. „ *Euarabis* C. A. Mey.
7. „ *Stevenia* Adams. et Fisch.

Von jeder dieser Sektionen wurden, mit Ausnahme der letzten, von welcher kein Material zu erhalten war, mehrere Arten untersucht. Im Folgenden sollen die einzelnen Sektionen hinsichtlich der Ausbildung ihrer Eiweißzellen beschrieben werden. Die Sektionen *Pseudarabis* und *Turritella* werden gemeinsam besprochen, weil sie hinsichtlich der Ausbildung und der Lokalisation der Eiweißzellen vollkommen übereinstimmen.

Was die Organe betrifft, die zur genaueren Untersuchung kamen, so war in Rücksicht auf den großen Umfang der Aufgabe, die sich in der Folge auf die ganze Cruciferenfamilie erstrecken soll, einige Beschränkung geboten. Da nun einerseits die in der Literatur bereits vorliegenden Angaben nur hinsichtlich der Blattorgane vergleichbar sind und mir daran lag, vergleichbares Material für einen Ausblick auf die systematische Bedeutung der Idioblasten in der Familie zu erhalten,¹) und da andererseits die Eiweißzellen am leichtesten in den Laubblättern zu finden und zu studieren sind, so beschränkte ich mich auf die genauere Untersuchung der Laubblätter. Wenn ich im Anschluß daran auch die Blütenteile (Kelch, Krone, Schotenklappen) flüchtig in die Untersuchung einbezog, so geschah dies nur zu dem mehr nebensächlichen Zwecke, um festzustellen, wieweit die Übereinstimmung in dem Bau und der Lokalisation der Idioblasten dieser Organe mit denen der Laubblätter geht, resp. ob wesentliche Verschiedenheiten in dieser Hinsicht auftreten können.

Was die Untersuchungsmethode betrifft, so haben wir in dem starken Farbenspeicherungsvermögen des eiweißartigen Inhaltes der Idioblasten in gefälltem Zustande ein Mittel zur Herstellung guter Dauerpräparate. Ich habe nach einigen Versuchen die Doppelfärbung von vorher mittelst Alkohol fixierten Schnitten oder von Schnitten durch Alkoholmaterial mit Säurefuchsin und Kernschwarz am geeignetsten gefunden. Die fixierten Schnitte wurden 24 Stunden lang in einer wässerigen Lösung von Säurefuchsin belassen, deren Konzentration an keine engen Grenzen gebunden ist, in Wasser ausgewaschen, wenige Minuten in verdünntes Kern-

---

¹) Einen vorläufigen Überblick darüber enthält die „Vorläufige Mitteilung" (Schweidler. I. S. 281).

schwarz gebracht, nochmals ausgewaschen und durch die Alkohol-Xylolstufen in Kanadabalsam übertragen. Bei dieser Behandlung erscheinen die protoplasmatischen Bestandteile der Gewebe nebst dem durch Alkohol in Form größerer oder kleinerer Körner koagulierten Eiweiß der Idioblasten in verschiedenem Grade rot tingiert — am intensivsten meist die Eiweißkörner —, während die Zellwände und die Nukleolen schwarz erscheinen. Die Dauer des Verweilens der Schnitte im Kernschwarz darf wenige Minuten (in der Regel 2—3) nicht überschreiten, da sonst leicht Überfärbung eintritt.

Das bisher zur Auffindung und zum Studium der Eiweiß- oder Myrosinzellen meist benutzte Verfahren, Schnitte durch lebendes oder fixiertes Material mit Millonschem Reagens zu behandeln und die Eiweißreaktion des Idioblasteninhaltes zur Differenzierung der Eiweißzellen gegenüber dem übrigen Gewebe zu benutzen, ist speziell für eine vergleichende, systematische Untersuchung nicht gut brauchbar, da sich keine haltbaren Dauerpräparate aus so behandelten Schnitten gewinnen lassen, die beim Auftreten von Zweifeln oder neuen Gesichtspunkten während der Untersuchung immer wieder verglichen werden müssen. Doch wurde auch diese Methode neben den Säurefuchsin-Präparaten öfter zur Kontrolle herangezogen.

Lebendes Material wurde nur zur Konstatierung des Chlorophyllgehaltes der Mesophyll-Idioblasten bei einigen Arabisarten (s. S. 426) geprüft.

Im Ganzen wurden bisher 30 Arabisarten untersucht. Bei 21 wurden Eiweißzellen in den Blättern gefunden, bei 9 Arten wurde vergeblich darnach gefahndet. Von diesen 9 Arten zeigen 4 für den (scheinbaren oder tatsächlichen?) Mangel an typischen Eiweißzellen in physiologischer Hinsicht einen Ersatz darin, daß die Schließzellen der Spaltöffnungen auffällige Mengen von Eiweiß führen und wahrscheinlich auch Myrosin enthalten.

B. **Sekt. Turritis** L.

Untersuchte Arten:

1. *Arabis glabra* Weinm. (*Turritis glabra* L.).
2. *Arabis Turczaninowii* Ledeb. (*Turritis falcata* Turcz.).
3. *Arabis Drummondii* A. Gray. (*Turritis stricta* K. Grah.).

1. Laubblatt.

Bau desselben. Die Blätter von *A. Turczaninowii* und *A. glabra* sind dorsiventral gebaut und besitzen ein in der Regel dreischichtiges Palisaden- und ein drei- bis vierschichtiges Schwammparenchym. Das Blatt von *A. Drummondii* kann man als isolateral bezeichnen, insofern als das Mesophyll aus 7—8 Lagen nahezu gleichmäßiger, schwach gestreckter Parenchymzellen besteht, wobei die Palisaden der Oberseite etwas gefördert erscheinen. In der Mediane des Querschnittes liegen die Gefäßbündel, welche stets von einer Parenchymscheide umgeben sind, die am Querschnitt meist aus rundlichen (Fig. 2—6), nicht selten jedoch unregelmäßigen (Fig. 7), an Flächenschnitten aus meist in der Richtung des Bündelverlaufs gestreckten, nicht selten aber ebenfalls unregelmäßig erscheinenden Parenchymzellen mit meist normalen Querwänden zusammengesetzt ist (Fig. 8, 9, 13—15). Die Parenchymscheiden umschließen einen Leitstrang, welcher bei stärkeren Nerven neben dem Sieb- und Holzteil noch ein oder zwei mehrschichtige Faserstränge besitzt, welche die Gefäßteile begleiten. Zwei solcher mechanischer Belege sind nur an den stärksten Nerven, speziell am Mittelnerv, entwickelt, einer an der Xylem-, einer an der Phloemseite (Fig. 2). Letzterer ist stets der stärkere. In schwächeren Nerven fehlt der Faserstrang an der Xylemseite vollständig und es ist nur der Phloembeleg entwickelt (Fig. 4—6). In den feinsten Nervenendigungen und Anastomosen endlich kommen mechanische Fasern überhaupt nicht mehr zur Ausbildung, das Bündel besteht dann nur mehr aus wenigen Xylem- und Phloemelementen. Die Zellen der mechanischen Belege unterscheiden sich an Querschnitten von den Zellen des Phloems selbst sowohl durch ihre Dickwandigkeit im ausgebildeten Zustand als auch durch ihren größeren Durchmesser (Fig. 2).

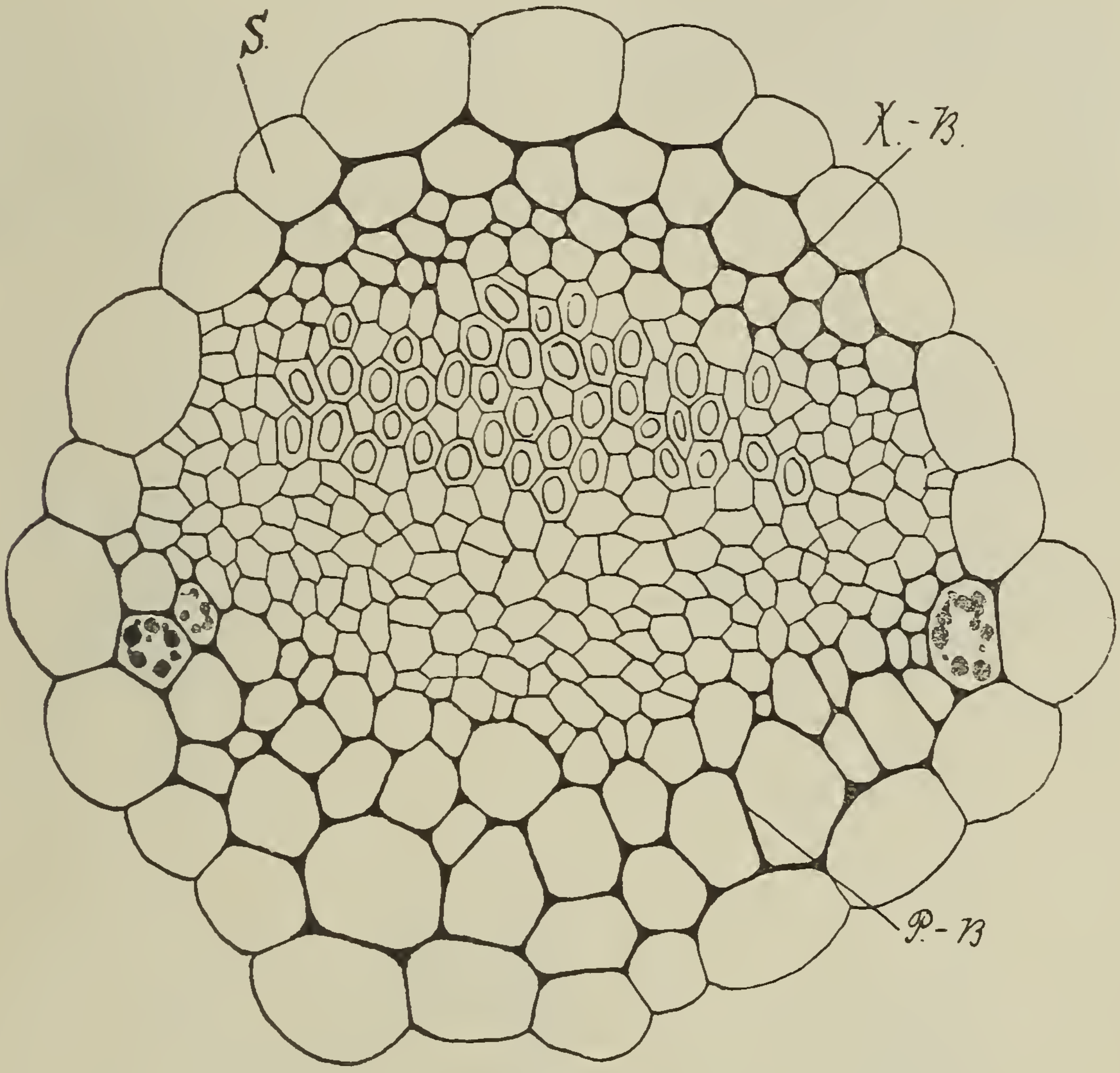


Fig. 2. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.
Querschnitt durch den Mittelnerv in noch nicht vollständig ausgebildetem Zustand. *S* = Parenchymscheide. *P.-B.* = Phloembeleg. *X.-B.* = Xylembeleg. (260 : 1.)

Lokalisation der Idioblasten. Die Eiweißzellen finden sich in den Blättern der genannten Arten ausschließlich in den die

Siebteile begleitenden mechanischen Fasersträngen (Fig. 4—5). Man kann sie deshalb als „Phloembeleg-Idioblasten“ bezeichnen.

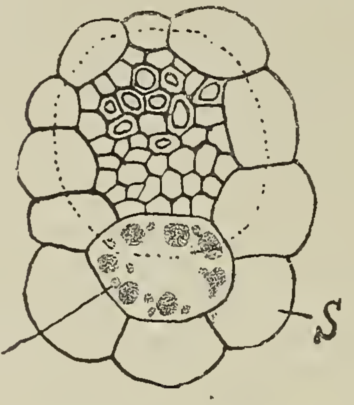


Fig. 3. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.

Querschnitt durch ein schwaches Leitbündel des Laubblattes. *S* = Parenchymscheide, *Id* = Eiweißzelle (Idioblast), in dieser und in allen anderen Figuren, mit Ausnahme von Figur 28, gekennzeichnet durch eingezeichnete Eiweißkörner, die man sich durch Säurefuchsin rot tingiert vorstellen muß. Die punktierte Linie deutet an, daß man bei oberflächlicher Betrachtung den Idioblasten als in der Parenchymscheide liegend betrachten könnte. Näheres im Text. (340 : 1.)

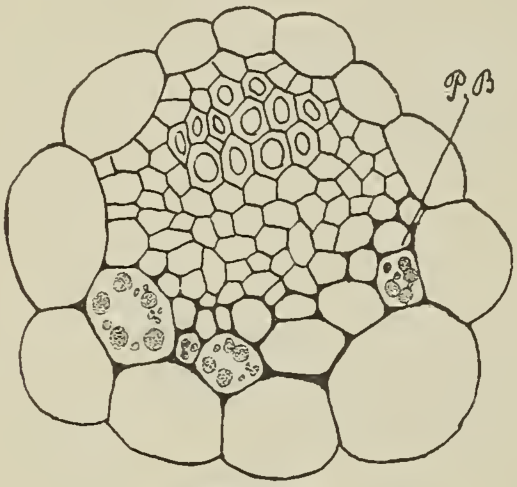


Fig. 4.

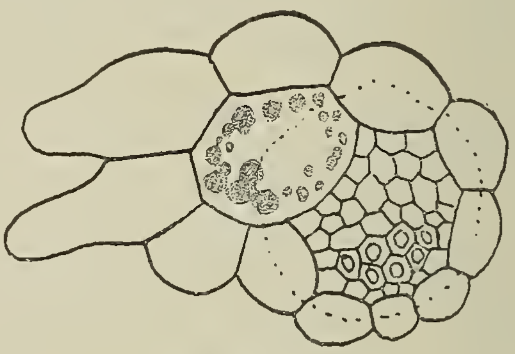


Fig. 7.

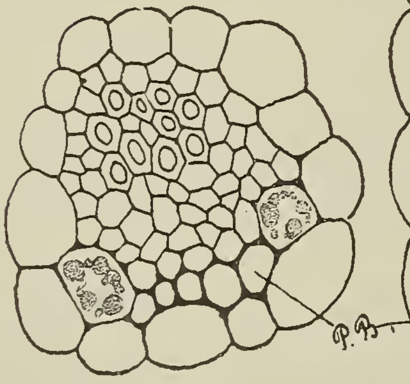


Fig. 5.

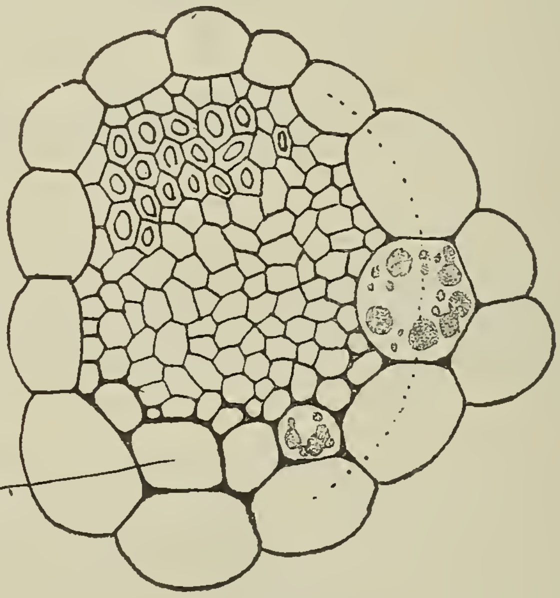


Fig. 6.

Fig. 4 u. 5. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.

Querschnitte durch schwächere Gefäßbündel. *P.-B.* = Phloembeleg. (260 : 1.)

Fig. 6 u. 7. Desgleichen.

Die punktierte Linie hat dieselbe Bedeutung wie in Figur 2. (340 : 1.)

Als solche gehören sie natürlich in die Kategorie der „Leitbündel-Idioblasten“. Bei *A. Drummondii* und *A. glabra* machte die

Konstatierung der Lokalisation keine besonderen Schwierigkeiten, hingegen stößt man bei der Untersuchung sowohl von Querschnitten als auch von Flächenschnitten von *A. Turczaninowii* auf Bilder, aus welchen man bei oberflächlicher Betrachtung auf ein Vorkommen der Eiweißzellen in den Parenchymscheiden schließen könnte. Doch darüber später.

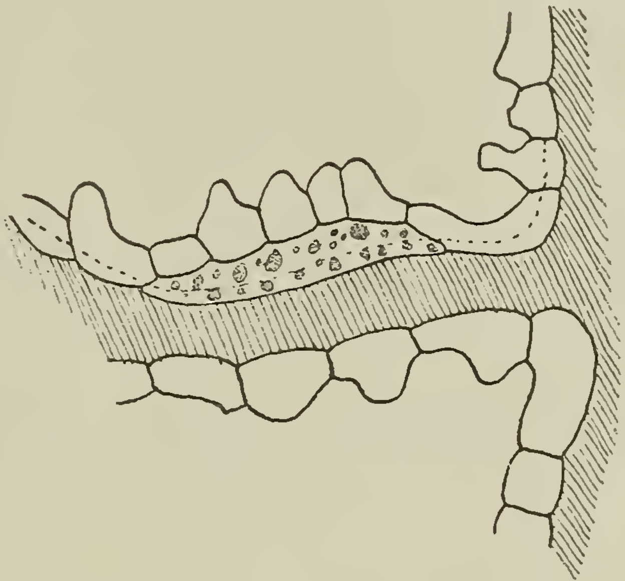


Fig. 9.

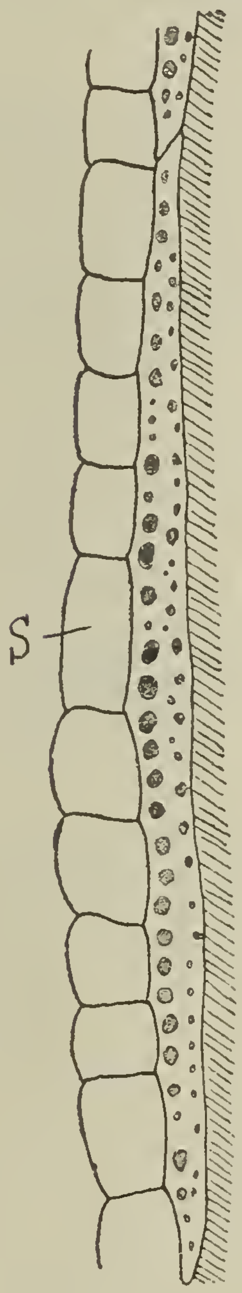


Fig. 8.

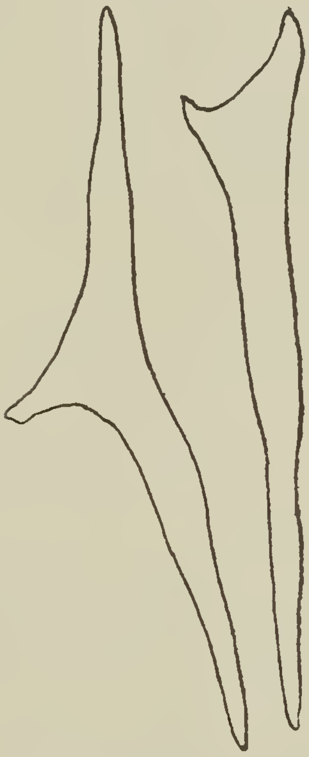


Fig. 10.

Fig. 8—10. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.

Fig. 8. Phloembeleg-Idioblast des Mittelnervs im Blattflächenschnitt. *S* = Parenchymscheide. Die Schraffierung deutet hier wie in den übrigen Flächenschnittfiguren das Bündelgewebe an. (170 : 1.)

Fig. 9. Phloembeleg-Idioblast in einem schwachen Nerv. Punktierte Linie wie in Figur 2. (130 : 1.)

Fig. 10. Dreiarmige Phloembeleg-Idioblasten. (170 : 1).

Betrachten wir zunächst einen Mittel- oder stärkeren Seitennerv des Blattes irgend einer der drei Arten am Querschnitt, so läßt sich vor allem konstatieren, daß die Eiweißzellen durchgehend die Flanken der Sklerenchymbögen bevorzugen (Fig. 2). Für den

Mittelnerv ist dies eine Regel, von welcher höchst selten Abweichungen zu bemerken sind. Gehen wir zu schwächeren Nerven über, so ist diese seitliche Lage der Idioblasten auch hier Regel (Fig. 5). Zeigt ein solcher Querschnitt mehr als zwei Phloembeleg-Idioblasten, so spricht sich die Tendenz nach Flankenstellung in einer unsymmetrischen Verteilung der Eiweißzellen aus (Fig. 4, 6); und selbst dann, wenn ein Querschnitt durch ein schwaches Bündel nur einen einzigen Idioblasten aufweist, ist dieser in Bezug auf die Symmetrale des Nervenquerschnittes meist seitlich verschoben (Fig. 7). Querschnittsbilder mit vollkommen symmetrischer Lage der Einzel-Idioblasten sind selten (Fig. 3).

Entsprechend den Blattquerschnitten zeigen auch die Flächenschnitte die charakteristische Flankenlage der ·Idioblasten deutlich. An Flächenschnitten, welche den Mittelnerv oder starke Seitennerven günstig treffen, erscheinen die Eiweißzellen stets in Form von einfachen oder doppelten Reihen, welche die Leitbündel meist beiderseitig, seltener nur auf einer Seite oft auf sehr langen Strecken begleiten (Fig. 8; es wurde nur ein Idioblast ganz und ein Teil eines anschließenden gezeichnet. Man muß sich die Reihe nach oben und unten fortgesetzt und eine zweite symmetrisch zur ersten auf der anderen Seite des Bündels hinzudenken). In schwachen Seitennerven stehen die Idioblasten nicht mehr in einem so kontinuierlichen Zusammenhang. Zuletzt treten sie auch ganz vereinzelt auf, was bei Mittelnerven äußerst selten vorkommt, und haben meist ebenfalls seitliche Lage (Fig. 9). Mediane Lage solcher einzelner Idioblasten, wie in Figur 11, findet sich selten.

Zu erwähnen ist noch, daß die Eiweißzellen in den meisten Fällen in unmittelbarer Berührung mit der Parenchymscheide stehen (Fig. 2—7). Das ist für schwächere Nerven ausnahmslose Regel, in Querschnitten durch Mittelnerven finden sich hie und da einzelne Idioblasten, welche nur von Faserzellen umgeben sind (Fig. 2), also mit der Parenchymscheide nicht in Berührung stehen.

Die Gestalt und Größe der Eiweißzellen ist diejenige der mechanischen Faserzellen in den Phloembelegen, denen sie ihrer Lokalisation nach angehören: sie stellen weitlumige, gerade oder wenig gekrümmte Schläuche mit spitz zulaufenden Enden dar. Dies gilt wenigstens für die Idioblasten der Mittel- und der stärkeren Seitennerven (Fig. 8). Hier stimmen die Eiweißzellen sowohl in ihrer Gestalt als auch in ihren Dimensionen vollkommen mit den mechanischen Fasern überein, und mehr oder weniger dreiarmige oder gabelige Formen, wie sie sich häufig an Gabelstellen oder Verzweigungen der Nerven finden (Fig. 10), haben ihre vollkommene Analogie in gleichgestalteten mechanischen Zellen an ähnlichen Nervenstrecken.

Ihre Länge beträgt im Mittel c. 450—500 μ, ihre Breite im Mittel c. 25 μ, bei *A. Drummondii* vielleicht etwas weniger. In einzelnen Fällen habe ich an Mittelnerven Eiweißzellen von 800 μ Länge und darüber beobachten können. Die maximale Breite an den stärksten Nervenstrecken dürfte 30 μ selten übersteigen. Dieselben Zahlen kann man im wesentlichen auch für die mechanischen Zellen anführen.

Mit zunehmender Verästelung der Nerven in der Blattlamina nimmt sowohl die Länge als auch die Breite der mechanischen Zellen ab bis sie schließlich ganz verschwinden, was für die Breite an Querschnitten in Figur 2, 4, 5, 3 in der angegebenen Reihenfolge verfolgt werden kann. Auch die Idioblasten werden nun mit zunehmender Verästelung der Nerven allmählich kürzer, dokumentieren also auch dadurch ihre Zugehörigkeit zu den Fasersträngen. Hingegen nimmt mit der Länge ihre Breite nicht entsprechend ab, im Gegenteil. Während nämlich die mittlere Länge der Idioblasten in der Blattlamina bis auf c. 200 μ heruntergeht und einzelne Eiweißzellen eine Reduktion ihrer Länge bis auf 80 μ aufweisen (Fig. 15), bleibt die Breite bei *A. Drummondii* und *A. glabra* auf einem Mittelwerte von c. 20—25 μ stehen, welcher von der mittleren Breite der Mittelnerv-Idioblasten nur wenig abweicht (Fig. 11). Dadurch kann es zustande kommen, daß der einzelne Idioblast mit seiner Breite diejenige des Bündels an der betreffenden Stelle übertrifft. Wenn er in der Symmetrieebene des Nerven liegt, so verdeckt er (im Flächenschnitt) den letzteren an dieser Stelle vollständig (Fig. 11).

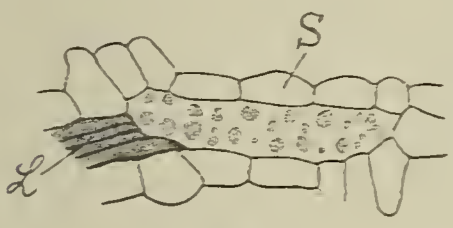


Fig. 11.
Arabis Drummondii A. Gray.
Idioblast des Laubblattes. L = Leitbündel. S = Parenchymscheide.
(130 : 1.)

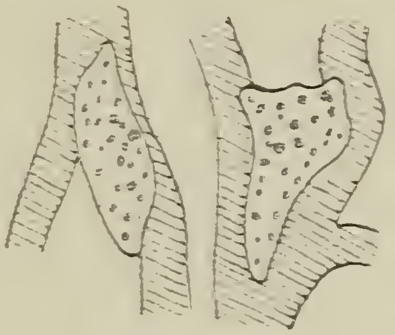


Fig. 12.
Arabis Turczaninowii Ledeb.
Idioblasten an den Verzweigungsstellen der Nerven. (130 : 1.)

So sehen wir, daß die letzten Ausläufer der Faserbelege vor den Siebteilen, denn als solche müssen wir die Eiweißzellen in den feinen Nervenendigungen und Anastomosen auffassen, bei *A. Drummondii* und *A. glabra* eine namhafte Hypertrophie erleiden, die wir von vornherein infolge der sonst vollkommenen morphologischen Übereinstimmung der Idioblasten mit den Belegzellen nicht erwarten würden. Bei den erwähnten beiden Arten geht diese Breitenhypertrophie wenig über die Breite des Leitbündels hinaus, absolut genommen nicht über 30 μ. Bei *A. Turczaninowii* hingegen geht sie noch weiter. Idioblasten, die in ihrer Breite dem Leitbündel gleichkommen, sind sehr häufig, ja man kann sagen, in den feinsten Areolen des Gefäßbündelnetzes sind die Idioblasten bei dieser Pflanze fast durchaus mindestens gleichbreit wie die Leitbündel selbst (Fig. 3, 7, 9, 14). Ihre Breite beträgt durchschnittlich 30 μ. Es finden sich aber gar nicht selten Formen, welche 50 μ und mehr in der Breite messen und die Breite des Bündels fast um das Doppelte übertreffen (Fig. 12, 15). Solche Formen sind dann aber immer von sehr geringer Länge, wie aus den Figuren ersichtlich ist, und man würde solche manchmal fast isodiametrische Zellen zunächst für nichts weniger als für Elemente der Phloembelege halten.

Diese Breitenhypertrophie der Eiweißzellen in den feineren und feinsten Ausläufern der Nervatur hat zum Teil schon bei *A. Drummondii* und *A. glabra,* insbesondere aber bei *A. Turczaninowii* eine Erscheinung im Gefolge, welche mich bei letzterer Art ursprünglich sogar zur Annahme des Vorkommens von Idioblasten in den Parenchymscheiden veranlaßte. Betrachtet man nämlich Blattquerschnitte dieser Pflanze, so hat es — selten bei stärkeren Nerven, häufig hingegen bei schwachen — den Anschein, als ob der eine oder der andere Idioblast in der Parenchymscheide läge, indem man nämlich versucht ist, den Kreis der Parenchymscheidenzellen durch den Idioblasten zu schließen, da ein derartiges Vorgehen einen regelmäßigeren Ring liefert (Fig. 3, 6, 7; die punktierte Linie deutet dies an). Dazu kommt einerseits, daß die Größe der Eiweißzellen am Querschnitt meist sehr gut mit der normaler Parenchymscheidenzellen übereinstimmt, andererseits besitzen die den Idioblasten außen anliegenden Zellen oft eine so unregelmäßige Gestalt, wie wir sie an typischen Parenchymscheidenzellen nicht gewohnt sind, wie sie aber gewöhnlichen Mesophyll-, insbesondere Schwammgewebezellen häufig zukommt (Fig. 7). Bei genauerer Betrachtung sieht man allerdings, daß die den Idioblasten außen anliegenden Parenchymzellen durch lückenlosen Zusammenschluß ausgezeichnet sind (Fig. 3, 6, 7), während gewöhnliche Mesophyllzellen von Intercellularen unterbrochen zu sein pflegen. Dadurch wird es schon ziemlich klar, daß derartige Idioblasten nur scheinbar infolge ihrer Breitenhypertrophie in der Parenchymscheide liegen.

Durch Flächenschnitte wird dies vollkommen bestätigt. Auf den ersten Blick allerdings scheinen die Idioblasten auch hier oft in den Parenchymscheiden zu liegen und man ist leicht versucht, die Reihe der aneinanderschließenden Scheidenzellen, welche das Gefäßbündel am optischen Längsschnitt begleiten, durch den Idioblasten zu schließen (Fig. 9, 13—15; die punktierte Linie deutet dies an), während tatsächlich die Reihe der Parenchymscheidenzellen seitlich ausweichend um den Idioblasten herum verläuft. Daß dem in der Tat so ist, ersehen wir einerseits aus dem lückenlosen Verlauf der aus ihrem normalen Weg gedrängten Scheidenzellen, andererseits aus den Endigungen der Idioblasten resp. aus den Neigungen der Berührungswände zwischen Idioblasten und Scheidenzellen an den Enden der ersteren. Für Querwände von Parenchymscheidenzellen ist charakteristisch, daß sie auf der Längsrichtung der von ihnen umschlossenen Nerven senkrecht stehen. Würden die Idioblasten der Parenchymscheide angehören, so dürfte man an ihren Enden ebensolche quere Scheidewände zwischen ihnen und den Parenchymscheidenzellen erwarten. Diese Erscheinung findet man aber äußerst selten und nur bei sehr reduzierten Idioblasten (Fig. 15). In der Regel grenzen die Idioblasten mit schiefen Wänden an die Scheidenzellen an (Fig. 9, 13, 14), oder mit anderen Worten: sie besitzen mehr oder weniger spitz zulaufende Enden. Und dadurch charakterisieren sie sich als Elemente der mechanischen Belege vor den Siebteilen, deren letzte Ausläufer an sonst belegfreien Stellen sie offenbar darstellen. Eine Sprengung der Parenchymscheide, wie sie in der nächsten Sektion konstatiert wurde, konnte bei den untersuchten Arten der Sektion *Turritis* nicht beobachtet werden.

Was die Häufigkeit der Idioblasten betrifft, so kann man sagen, daß die Blätter der genannten Arten an Eiweißzellen sehr reich sind. Bei *A. Turczaninowii* trifft man bis zu fünf an einem Nervenquerschnitt. Im Mittel dürften bei dieser Art auf jeden stärkeren Bündelquerschnitt drei Idioblasten entfallen. Etwas weniger häufig sind sie bei *A. Drummondii* und *A. glabra*.

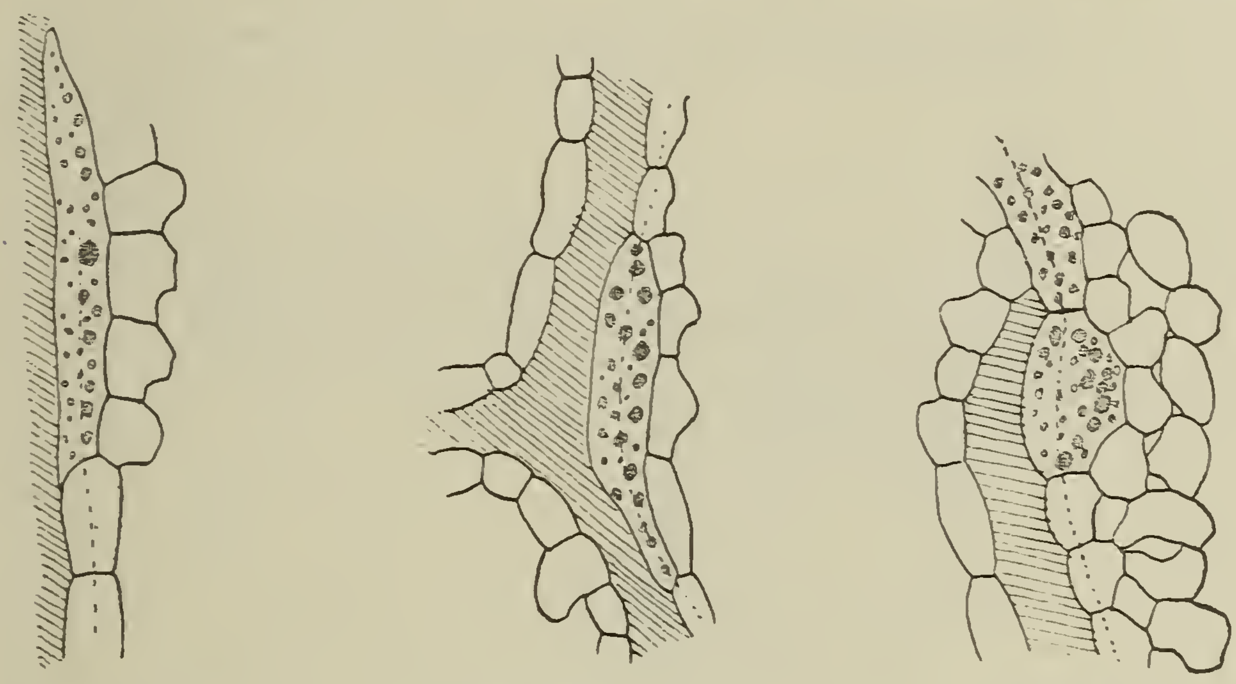


Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 13—15. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.
Schwache Seitennerven mit Phloembeleg-Idioblasten.
Punktlinie wie in Figur 2. (130 : 1.)

An eiweißartigem Inhalt sind die Idioblasten im allgemeinen sehr reich. Relativ am spärlichsten mit Eiweiß versehen sind sie bei *A. glabra*. Bei *A. Turczaninowii* hingegen erscheinen die Idioblasten oft mit einem grobkörnigen Koagulat geradezu vollgepfropft, so daß die Färbung mit Säurefuchsin ein außerordentlich intensives purpurnes Rot liefert. *A. Drummondii* nimmt in Bezug auf Inhaltsreichtum der Eiweißzellen eine Mittelstellung ein.

2. Kelch- und Kronblätter.

In den Kelchblättern ließen sich die Eiweißzellen bei allen drei Arten erkennen, in den Kronblättern nur bei *A. glabra* und *A. Turczaninowii*. Bei *A. Drummondii* konnte ich, jedenfalls infolge Inhaltsarmut, keine Eiweißzellen finden.

Ihre Lokalisation ist dieselbe wie in den Laubblättern; sie sind Phloembeleg-Idioblasten, doch ist ihr Verhältnis zur Parenchymscheide geradeso wie in den Laubblättern auch hier auf den ersten Blick unklar. Die meisten besitzen langgestreckt spindelige Gestalt. Starke Breitenhypertrophie und Längenreduktion findet sich ebenfalls, speziell bei *A. Turczaninowii*, nicht selten.

Im Verhältnis zu den Laubblättern zeigen sich die Idioblasten nur schwach mit einem infolge der Zartheit der Organe durch Alkohol rasch gefällten und daher feinkörnigen Koagulat erfüllt.

3. Schotenklappen.

Die Schotenklappen dieser Sektion habe ich etwas eingehender untersucht und zwar hauptsächlich deshalb, um mich wenigstens an einer einzelnen Pflanzengruppe genauer von der Übereinstimmung zwischen Laubblättern und Schoten in Bezug auf die Ausbildung der Eiweißzellen zu überzeugen. Meinen bisherigen Erfahrungen nach sind nämlich die Idioblasten bei Pflanzen mit Leitbündel-Idioblasten am allerleichtesten in den Schotenklappen zu finden. Wenn man weiß, daß die Ausbildnng der Eiweißzellen in den Laub- und Blüten- resp. Fruchtblättern in jeder wesentlichen Hinsicht über-

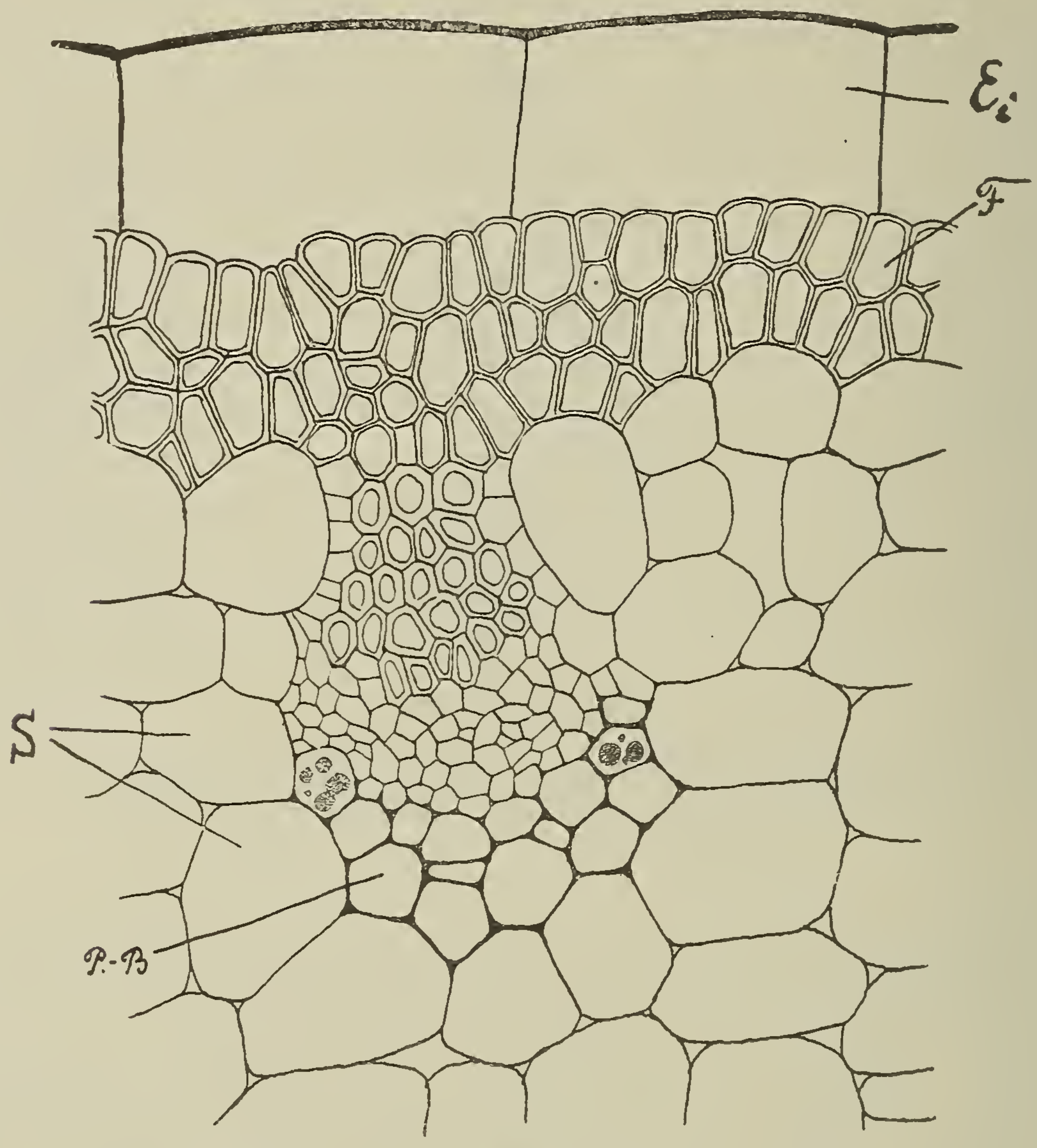


Fig. 16. *Arabis Drummondii* A. Gray.
Querschnitt durch den Mittelnerv der Schotenklappe mit angrenzender Faserschicht *(F)*; *Ei* = Epidermis der Innenseite. (340 : 1.)

einstimmt, so wird man, falls sich die Idioblasten nur in den Klappen finden lassen, aus ihrer Lokalisation und Ausbildung in diesen Organen auf die Laubblätter schließen können. Die vollständige Übereinstimmung in der Idioblasten-Ausbildung zwischen Laubblättern und Schotenklappen bei Turritisarten soll in den folgenden Zeilen gezeigt werden.

Bau der Klappen. Die Klappen der Schoten, welche bei dieser Sektion eine große Länge (1 dm und darüber) erreichen können, haben eine aus in der Längsrichtung der Klappen gestreckten Zellen bestehende Außenepidermis mit eingestreuten Spaltöffnungen. Die Epidermis der Innenseite hingegen besteht aus mehr oder weniger regelmäßigen Längsreihen von in der Querrichtung der Klappen gestreckten Zellen (Fig. 16, 18, 19), welche zur Zeit der Fruchtreife kollabieren. Auf die Epidermis der Außenseite folgt das Mesophyll, dessen parenchymatische, in der Regel in der Querrichtung gestreckte Zellen an Flächenschnitten eine reihenförmige Anordnung in der Längsrichtung der Schoten zeigen (Fig. 21). Dieses aus 6—7 Zellenschichten zusammengesetzte Parenchym, in welchem die Leitbündel verlaufen, stößt nicht unmittelbar an die Epidermis der Innenseite, sondern ist von ihr durch eine 2—4schichtige Lage mechanischer, längsverlaufender Fasern getrennt, welche die ganze Innenseite der Klappen unterhalb der Epidermis auskleiden (Fig. 16, 18, 19). Die Gefäßbündel, deren Holzteile in unmittelbarer Berührung mit dieser Faserschicht stehen, haben keine ausgesprochenen Parenchymscheiden, da dieselben durch die reihenförmige Anordnung der Zellen des gesamten Mesophylls und ihren innigen, nur sehr kleinen Interzellularen Raum lassenden Zusammenschluß ersetzt und überflüssig erscheinen. Andeutungen einer ursprünglichen typischen Parenchymscheide finden sich jedoch nicht selten in Form von wenigen, parallel den Nerven gestreckten Zellen,

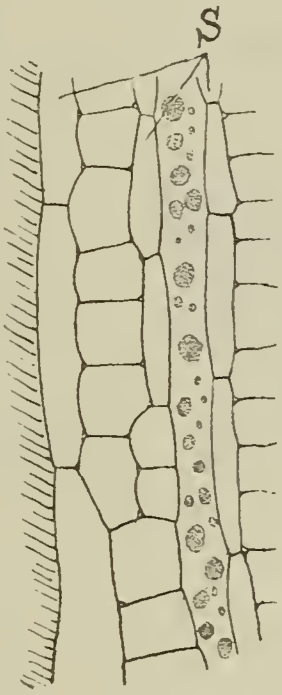


Fig. 17. *Arabis Drummondii* A. Gray.
Flächenschnitt durch die Schotenklappe mit einer streckenweise normalen, aus längsgestreckten Zellen bestehenden Parenchymscheide *S*. (130 : 1.)

welche hie und da — am häufigsten bei *A. Drummondii* und *A. glabra* — besonders an Verzweigungsstellen der Bündel auftreten (Fig. 17). Im übrigen haben die Parenchymzellen, welche die Gefäßbündel lückenlos umschließen und so die Stelle der Parenchymscheide vertreten, entweder eine quer verlängerte (Fig. 21) oder isodiametrische Gestalt und sehr veränderliche Größe. In größeren Nerven, speziell im Mittelnerv, gelangt ein aus mechanischen Fasern zusammengesetzer Phloembeleg zur Ausbildung, dessen Zellen sich am Querschnitt einerseits durch die besonders im ausgebildeten Zustande zutage tretende Verdickung ihrer Membranen, andererseits durch ihre bedeutendere Größe von den Phloemzellen unterscheiden, an Längsschnitten aber die typische Form mechanischer Fasern aufweisen (Fig. 16, 18).

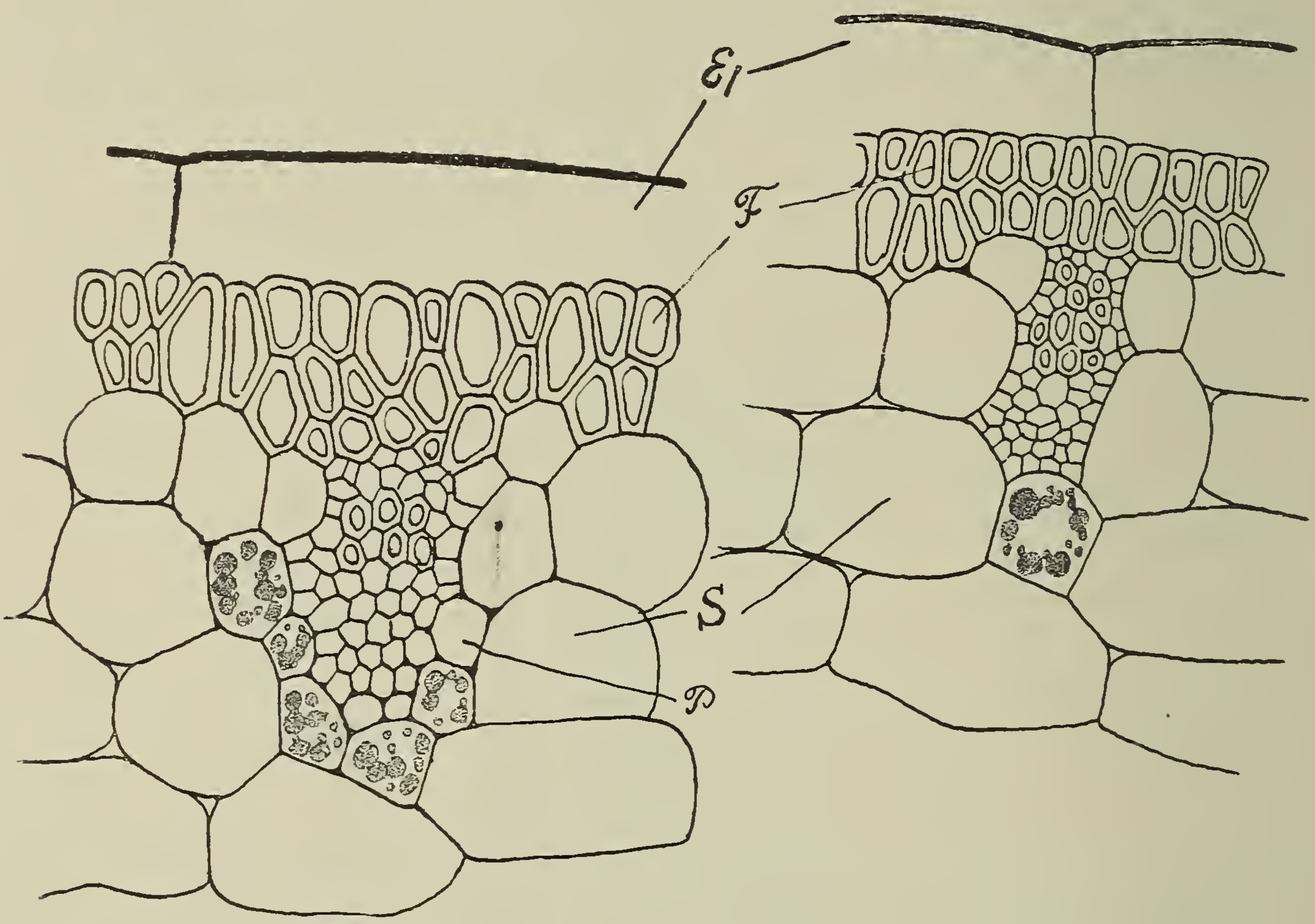


Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 18—19. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.

Querschnitt durch Leitbündel der Schotenklappen. *Ei* = Innenepidermis, *F* = daran unmittelbar sich anschließende Faserschichte, *S* = Bündelscheide, *P* = Phloembelegzelle (260 : 1).

Was die Lokalisation der Eiweißzellen betrifft, so erscheint sie an Querschnitten durch Mittelnerven unzweifelhaft als Phloembeleg-Idioblasten (Fig. 16). Hier zeigen sie auch keine nennenswerte Breitenhypertrophie, die sie aus dem Verbande der Belegzellen hinausdrängen würde. An feineren Nerven aber hat es, einerseits infolge der sich hier (besonders bei *A. Turczaninowii*) sehr bemerkbar machenden Breitenhypertrophie der Idioblasten, andererseits aber wegen des schon oben erwähnten Mangels einer normalen Parenchymscheide häufig den Anschein, als lägen die

Idioblasten in der Parenchymscheide, d. h. als ob sie zu dem Kranze der das Bündel umgebenden, meist unregelmäßigen Parenchymzellen gehörten (Fig. 18, 19). Auch an Flächenschnitten ist dieses Hinausdrängen aus dem eigentlichen Leitstrang deutlich zu erkennen. Immer aber läßt sich sowohl an Quer- als auch an Längsschnitten bei genauerer Betrachtung der vollkommen lückenlose Zusammenschluß der die Idioblasten außen umgebenden Parenchymzellen erkennen (Fig. 16—19). Wir haben es demnach wie im Blatte mit echten Phloembeleg-Idioblasten zu tun.

Gestalt der Idioblasten. Sie bilden in der Regel langgestreckte Schläuche mit spitz zulaufenden Enden, wodurch sie zusammen mit ihrer Lokalisation ihre Zugehörigkeit zu den Phloembelegen erweisen (Fig. 17, 20, 21). An Verzweigungsstellen und Queranastomosen jedoch weichen sie nicht nur in der Form, sondern auch in der Größe häufig von der Schlauchform ab. Am weitesten geht darin wieder wie im Blatte *A. Turczaninowii*, welche überhaupt alle Abweichungen (schlechte Ausbildung der Parenchymscheide, starke Breitenhypertrophie, scheinbare Scheidenlage und abweichende Gestalt der Idioblasten) in höchstem Maße aufweist. An Queranastomosen finden sich bei dieser Art nicht selten Formen, welche durch nichts mehr an ihre ursprüngliche gestreckt-schlauchförmige Gestalt erinnern (ähnlich wie bei den in Figur 12 dargestellten Idioblasten aus dem Laubblatte; Fig. 22).

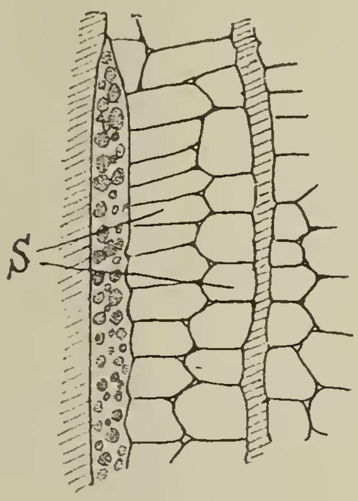


Fig. 20.
Arabis Turczaninowii Ledeb.
Flächenschnitt durch die Schotenklappe mit einem den Mittelnerv begleitenden Phloembeleg-Idioblasten und einem schwachen Seitennerv.
S = Parenchymscheide. (130:1.)

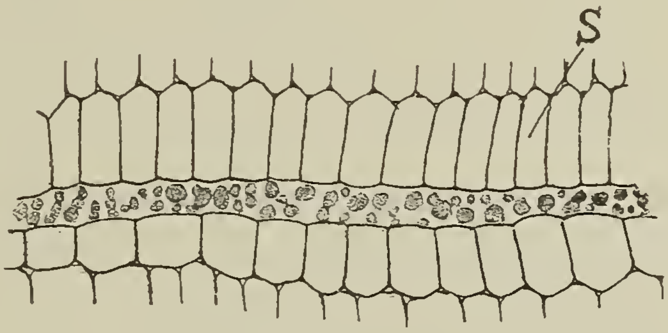


Fig. 21.
Arabis Turczaninowii Ledeb.
Ein dem Querschnitt in Fig. 16 entsprechender Idioblast, der das zarte darunterliegende Leitbündel vollständig verdeckt. *S* = quergestreckte Scheidenzellen. (130 : 1.)

Die Größenverhältnisse der Idioblasten sind im Wesentlichen dieselben wie im Laubblatte. Ihre Breite beträgt im Mittel ca. 20—25 μ, ihre Länge ca. 400 μ, doch findet man nicht selten (insbesondere bei *A. Turczaninowii*) Idioblasten, welche 800 μ lang sind. An Queranastomosen liegende Idioblasten können bedeutend breiter sein. An diesen Stellen ist also die Hypertrophie am meisten wirksam. Die größere Breitenentwicklung geschieht aber auf Kosten der Länge; sie steigt bis auf 60 μ, während die Länge bis nahezu auf dasselbe Maß zurückgehen kann.

Die Zahl der Idioblasten ist sehr groß. Man findet insbesondere bei *A. Turczaninowii* an Flächenschnitten auf einer Fläche von höchstens 3 mm nicht selten 20 und mehr verschiedengestaltiger Idioblasten. An Querschnitten trifft man bis zu 5 Idioblasten in einem einzelnen Leitbündel (Fig. 18), im Mittel 1—2.

Was den Inhalt betrifft, so sind die Eiweißzellen bei allen drei Arten sehr reich damit versehen. Speziell die Eiweißzellen von *A. Turczaninowii* sind die inhaltsreichsten, die mir bisher überhaupt untergekommen sind. Besonders erscheinen sie in älteren Schotenklappen dieser Art (der Eiweißgehalt der Idioblasten scheint mit dem Alter der Klappen merkwürdiger Weise zuzunehmen) so dicht von einer gleichsam zusammengebackenen Körnermasse erfüllt, daß das ganze Lumen davon eingenommen wird und man die einzelnen Körner nur schwer unterscheidet. Entsprechend der Quantität des Koagulates ist auch die Farbenspeicherung desselben eine so weitgehende, daß die Massen des Gerinnsels an besonders dichten Stellen mit Säurefuchsin eine geradezu dunkelpurpurne Färbung annehmen.

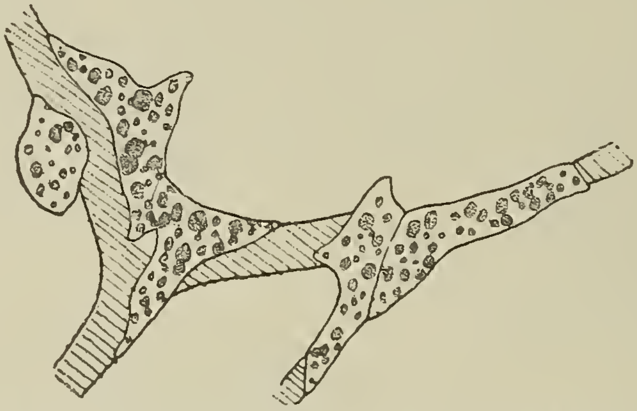


Fig. 22. *Arabis Turczaninowii* Ledeb.
Idioblastengruppe an einer Queranastomose der Schotenklappe. (130 : 1.)

C. **Sekt. Cardaminopsis** Boiss.

Untersuchte Arten:

I.

1. *Arabis Halleri* L. (*Cardamine Halleri* Prantl).
2. *Arabis ovirensis* Wulf. (*Nasturtium o.* Andrz.).

II.

3. *Arabis arenosa* Scop. (*Cardamine arenosa* Roth, *Sisymbrium arenosum* L.).

I. **Arabis Halleri L. und A. ovirensis Wulf.**

1. Laubblatt.

Blattbau. Die Blätter von *A. Halleri* und *A. ovirensis* sind dorsiventral gebaut, doch ist von den 5—6 Zellschichten des Mesophylls nur eine, die der Epidermis der Oberseite anliegende, Zellschicht palisadenartig ausgebildet, und die Palisaden zeigen nur eine geringe Streckung (Fig. 23, 24). In den mittleren Zellschichten des Mesophylls liegen die Gefäßbündel, die in ihrer Zusammensetzung im wesentlichen denen der Sekt. *Turritis* gleichen, nur daß die mechanischen Belege bedeutend schwächer sind, was ganz besonders von den Xylembelegen gesagt werden kann.

Lokalisation der Idioblasten. Die Gefäßbündel besitzen, wie bei fast allen Cruciferen, eine Parenchymscheide. Wir haben nun bei Besprechung der Sekt. *Turritis* gehört, daß die Phloembeleg-Idioblasten die Tendenz zeigen, in die Parenchymscheide hinauszurücken. Rein lokal genommen ist das dort auch geschehen: die relativ kurzen Idioblasten der feineren Nerven liegen ja in der Reihe der Scheidenzellen, welche die Nerven begleiten, die eigentliche Parenchymscheide erscheint weiter hinausgedrängt. Allein der feste und lückenlose Verband der Parenchymscheidenzellen ist dort noch nicht gesprengt. Die Gestalt der Scheidenzellen an Orten, wo die Parenchymscheiden aus ihrem normalen Verlaufe durch die Hypertrophie der Idioblasten verdrängt werden, hat sich zwar infolge dieser Verdrängung etwas geändert, sie nähert sich vielfach der Form gewöhnlicher Schwammgewebselemente, allein wir bemerken zwischen den Zellen, welche die Idioblasten außen umschließen, keine Intercellularen, weder an Quer- noch an Flächenschnitten. Die Eiweißzellen sind also noch immer typische Phloembeleg-Idioblasten, wenn sie auch unverkennbar die Tendenz zeigen, die Parenchymscheide zu sprengen und dadurch in die letztere selbst hinauszurücken.

Die Sektion *Cardaminopsis* besitzt geradeso wie *Turritis* Phloembeleg-Idioblasten, allein der bei letzterer nur in seinen Anfängen angedeutete teilweise Übergang derselben in Scheiden-Idioblasten hat sich bei *A. Halleri* und *A. ovirensis* bereits tatsächlich vollzogen. Der lückenlose Verband der Scheidenzellen ist in vielen Fällen gesprengt, es finden sich Intercellularen zwischen den die Idioblasten umgebenden ursprünglichen Parenchymscheidenzellen, und die Eiweißzellen stehen mit dem Durchlüftungssystem des Mesophylls in direkter Berührung (Fig. 24, 28—31).

Doch ist diese Lockerung der ursprünglichen Parenchymscheide nicht überall gleich weit vorgeschritten. In den stärksten Nerven läßt sich zum Beispiel von einer solchen nichts bemerken. Hier haben die Idioblasten genau dieselbe Lokalisation wie bei *Turritis*, sie liegen inmitten unzweifelhafter Phloembelegzellen, angrenzend an die Parenchymscheiden. Aber auch von schwächeren Gefäßbündeln treten uns nicht selten Querschnitte entgegen, wo die Idioblasten unzweifelhaft innerhalb der Parenchymscheiden liegen (Fig. 23). Daraus kann man ersehen, daß wir es auch hier mit Phloembeleg-Idioblasten zu tun haben.

Diesen Fällen stehen aber auch andererseits, wenn wir vorläufig nur Querschnitte berücksichtigen, Fälle gegenüber, bei welchen die Idioblasten in der Scheide selbst liegen und wie echte Scheidenzellen an die Intercellularen des Assimilationsgewebes angrenzen (Fig. 24). Neben diesen gleichsam Endglieder einer Reihe bildenden

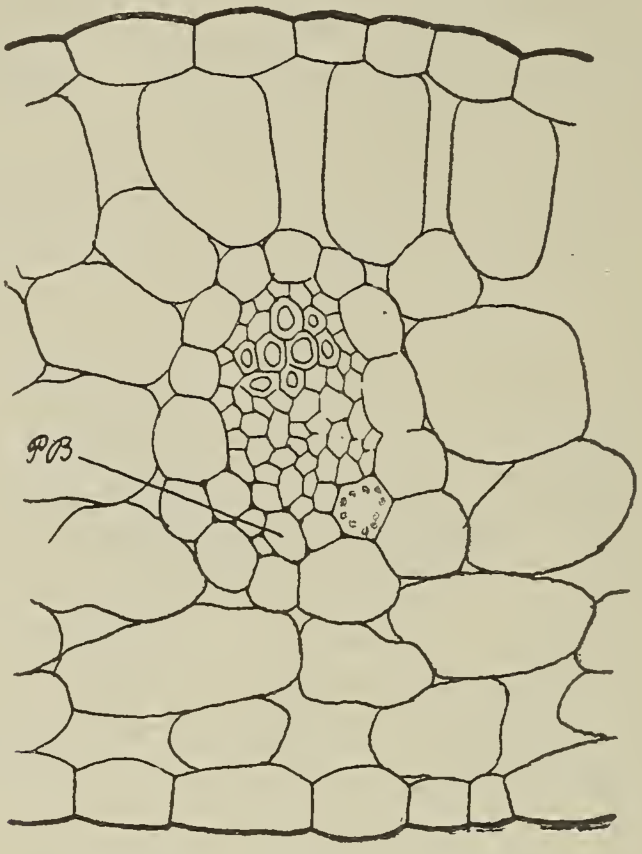


Fig. 23. *Arabis Halleri* L.
Laubblatt im Querschnitt. *P.-B.* = Phloembeleg mit einem Idioblasten.
(340 : 1.)

Querschnittsbildern finden sich aber nicht selten solche, wo die Idioblasten zwar rein lokal genommen in dem regelmäßigen Ring der Scheidenzellen zu liegen scheinen, wo sich aber ein lückenloser

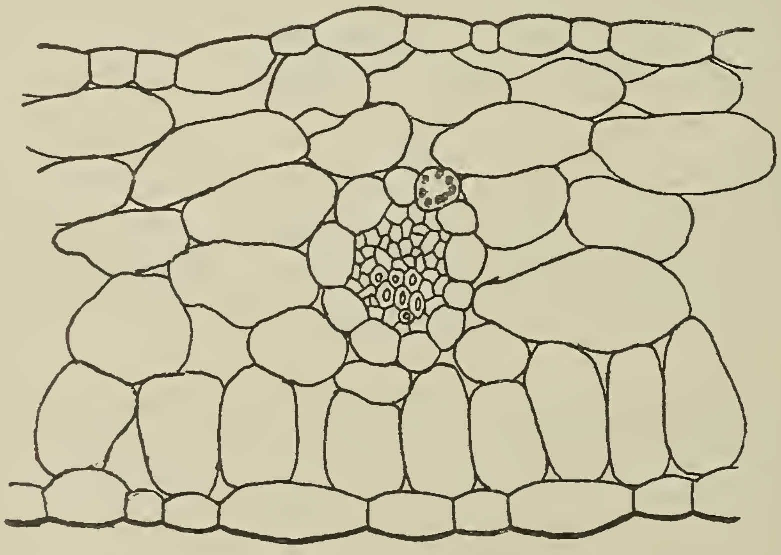


Fig. 24. *Arabis Halleri* L.
Blattquerschnitt mit einem in der Parenchymscheide liegenden Idioblasten.
(260 : 1.)

Zusammenhang der dieselben außen umgebenden und in der Regel in Korrelation mit der scheinbaren Scheidenlage der Eiweißzellen veränderten Parenchymscheidenzellen konstatieren läßt (Fig. 25; die punktierte Linie bedeutet dasselbe wie in Fig. 3, 6, 7).

Ziehen wir zum Vergleiche Flächenschnitte heran, so lassen sich die eben angeführten drei Entwicklungsstadien ebenfalls verfolgen. Echte Phloembeleg-Idioblasten, die also von einer typischen, aus etwas gestreckten, am optischen Längsschnitt rechteckigen Zellen zusammengesetzten Parenchymscheide begleitet werden, etwa so, wie Figur 8 für die Sekt. *Turritis* es zeigt, finden sich selten, und nur an den stärksten Blattnerven, aber selbst hier ist die Tendenz zur Verdrängung der Bündelscheide bereits deutlich. Man ersieht das besonders gut aus Figur 26. Die Parenchymscheide, die bis zu der Stelle, wo der Idioblast (und zwar deutlich im Phloembeleg seinen Ursprung nehmend) beginnt, in typischer Ausbildung sich zeigt, geht dort, wo sie mit den Idioblasten in Berührung kommt und aus ihrem normalen Längsverlaufe zur Seite geschoben wird, nahezu plötzlich in sehr unregelmäßiges Parenchym über, dessen Scheidencharakter nur noch am lückenlosen Zusammenhang seiner Elemente zu erkennen ist. In Figur 28 ist auch dieser gesprengt, zwischen den Zellen, welche an der Außenseite des Idioblasten in der Fortsetzung der anfangs normalen Parenchymscheide liegen und eine sehr unregelmäßige Gestalt zeigen, treten große Intercellularen *(J)* auf, welche deutlich dartun, daß diese Eiweißzellen bereits in der Parenchymscheide selbst liegen.

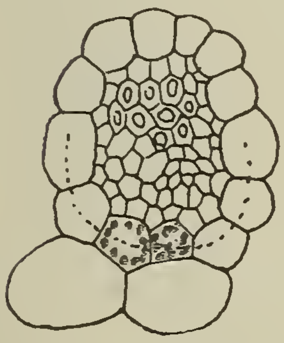


Fig. 25. *Arabis Halleri* L. Leitbündelschnitt mit scheinbar (punktierte Linie) in der Parenchymscheide liegenden Eiweißzellen. (260 : 1.)

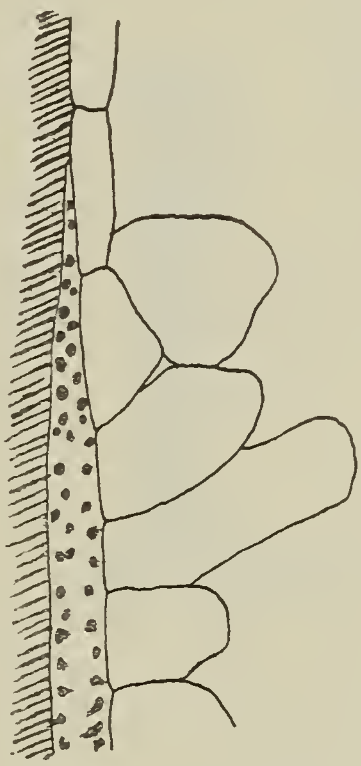


Fig. 26. *Arabis ovirensis* Wulf. Idioblast aus dem Mittelnerv des Blattes im Flächenschnitt mit zum Teil sehr unregelmäßiger Parenchymscheide. (170 : 1.)

Besonders instruktiv ist Figur 27, die einen Flächenschnitt durch ein Blatt von *A. ovirensis* darstellt. Man erkennt hier deutlich, daß unterhalb der beiden durchsichtig gedachten Idioblasten *(Jd)* bei tieferer Einstellung keine regelrechte, lückenlose Parenchymscheide zum Vorschein kommt, sondern ein lakunöses Parenchym — das Schwammgewebe.

In Figur 28 liegt ein Fall vor, in welchem an der Scheidenlage des Idioblasten in seinen mittleren, breitesten Partien nicht gezweifelt werden kann, wo aber der Ursprung desselben aus dem Phloembeleg deutlich an dem spitz zulaufenden Ende, welche unter die normalen Scheidenzellen sich einkeilt, erkannt werden kann. Wir haben demnach in solchen Idioblasten Gebilde vor uns, deren spitz zulaufenden Enden den Phloembelegen, deren übriger Teil der Parenchymscheide angehört — jene den Leitsträngen, dieser dem Grundgewebe des Blattes. An Querschnitten kommt es demnach ganz darauf an, wo ein solcher Idioblast getroffen wurde. Ein Querschnitt, welcher den Idioblasten an seinem spitzen Ende durchschneidet (in Fig. 28 durch die punktierte Linie *A* angedeutet), läßt ihn im Phloembeleg lokalisiert erscheinen. Ein Querschnitt durch die mittlere Partie (Fig. 28, *B*) kann uns denselben als „Parenchymscheiden-Idioblasten“ zeigen.

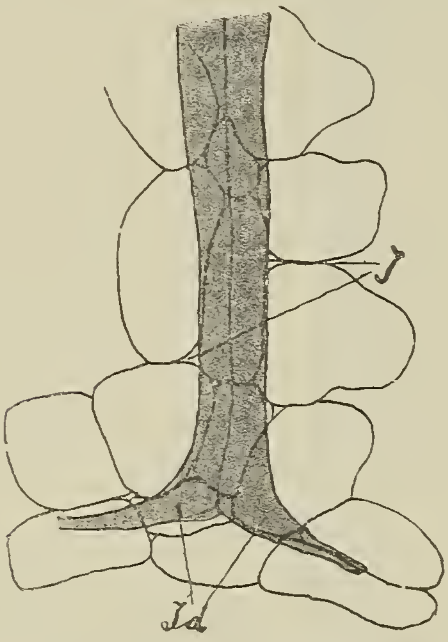


Fig. 27. *Arabis ovirensis* Wulf.
Zwei Idioblasten *(Id)* mit unmittelbar darunterliegenden Parenchymzellen.
J = Intercellularen.
(170 : 1.)

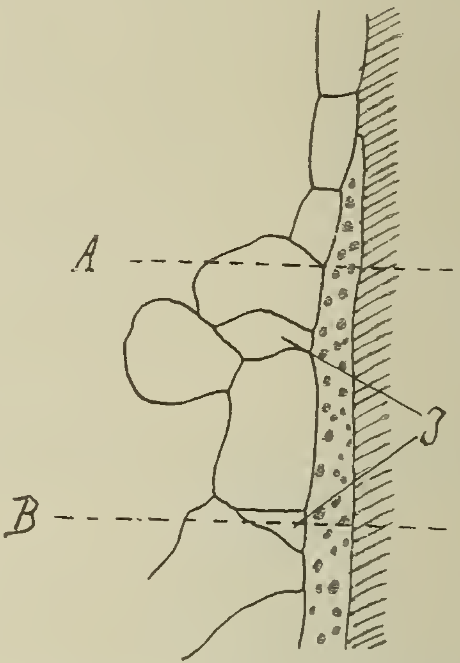


Fig. 28. *Arabis ovirensis* Wulf.
Idioblast, welcher in seiner oberen Partie „Phloembeleg-Idioblast“, in seiner unteren „Parenchymscheiden-Idioblast“ ist, im Flächenschnitt. Ein Querschnitt in der Richtung der punktierten Linie *A* würde der Fig. 25, in der Richtung von *B* der Fig. 24, entsprechen. (170 : 1.)

Neben solchen Eiweißzellen, welche gewissermaßen gleichzeitig Phloembeleg- und Scheiden-Idioblasten sind, sieht man aber auch solche, die ihren Ursprung aus den Phloembelegen nur wenig oder gar nicht mehr erkennen lassen. Die Figuren 29—31 zeigen solche mit gutem Recht als reine Scheiden-Idioblasten zu bezeichnende Eiweißzellen. Sie liegen vollständig in den Parenchymscheiden selbst, indem sie in der Reihe der Scheidenzellen verlaufend an die Lufträume des Schwammgewebes angrenzen. Ihre Breite ist meist etwas größer als die der angrenzenden Parenchymscheidenzellen. Vor allem ist es aber ihre größere Länge, welche ihren Ursprung aus parenchymatischen Elementen verrät. In den meisten

Fällen sind sie mindestens zweimal länger als die längsten Parenchymscheidenzellen in derselben Region. Doch kann die Reduktion ihrer relativen Länge soweit gehen, daß sie sich diesbezüglich von ähnlichen Parenchymscheidenzellen nicht unterscheiden (Fig. 31, *A*). Dann deutet auch die Art und Weise, wie ihre Enden sich an echte Parenchymscheidenzellen anlegen, darauf hin, daß wir es mit Elementen prosenchymatischen Ursprungs zu tun haben. Während nämlich normale Scheidenzellen mit senkrechten Querwänden aneinandergrenzen, sind die Trennungsmembranen zwischen Idioblasten und Scheidenzellen meist deutlich schief, sie haben immer noch die Tendenz, welche sie vom Orte ihrer Herkunft überkommen haben, sich mit ihren Enden unter die angrenzenden Parenchymscheidenzellen hineinzuschieben (Fig. 29, 30). Dieses Bestreben ist natürlich in verschiedenem Maße zurückgegangen, verschwindet aber selten vollständig, sondern läßt sich in den meisten Fällen noch erkennen.

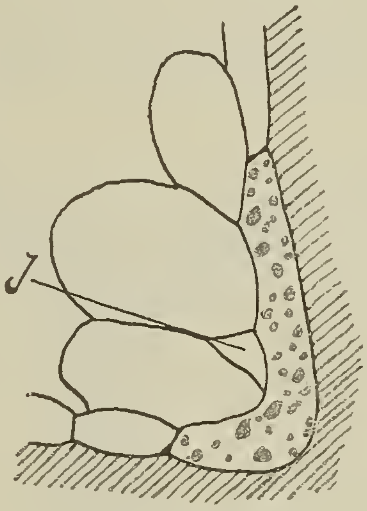


Fig. 29.

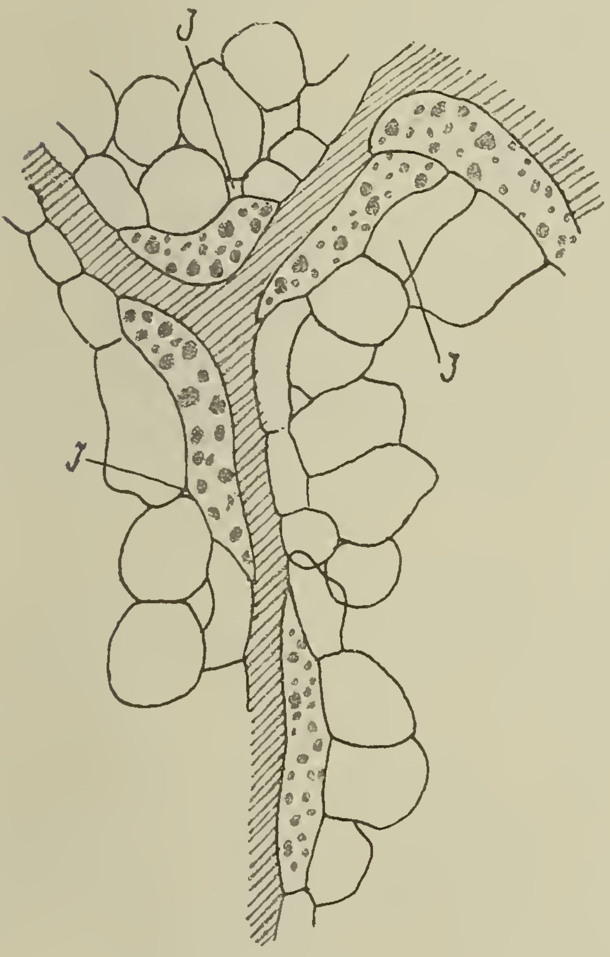


Fig. 30.

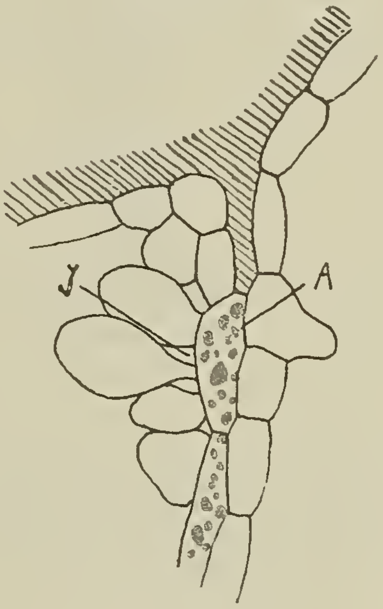


Fig. 31.

Fig. 29—30. *Arabis ovirensis* Wulf.
Parenchymscheiden-Idioblasten in Flächenschnitten. *J* = Intercellularen.
(130 : 1.)

Wie bei der Sekt. *Turritis* herrscht auch hier die Flankenlage der Idioblasten in Bezug auf die Leitbündel vor (Fig. 23, 24, 26, 28—30). Doch kommen auch, obgleich seltener und nie an starken Nerven, mediane Idioblasten vor (Fig. 25, 27).

Die Gestalt der Eiweißzellen steht in inniger Beziehung zur Lokalisation. An starken, geraden Leitbündeln haben sie die Form mechanischer Faserzellen des Phloembeleges: langgestreckte Schläuche mit spitzen Enden und etwas verdickten Membranen (Fig. 32, 26). Da sie alle Biegungen und Verzweigungen der Nerven wie die Faserzellen selbst mitmachen, erscheinen sie häufig auch knieförmig gebogen (Fig. 32, 27) oder sogar gegabelt. Mit zunehmender Verzweigung, also je feiner die Leitbündel werden, desto kürzer werden die Eiweißzellen bis sie endlich zur Größe gewöhnlicher Parenchymscheidenzellen herabsinken können. Damit geht Hand in Hand eine Veränderung der Gestalt: die Endigungen werden weniger spitz, schließlich schließen sie nur mit schwach geneigten Querwänden ab, kurz ihre Gestalt wird aus einer prosenchymatischen eine fast vollständig parenchymatische entsprechend ihrer nunmehr reinen Scheidenlage (Fig. 29—31).

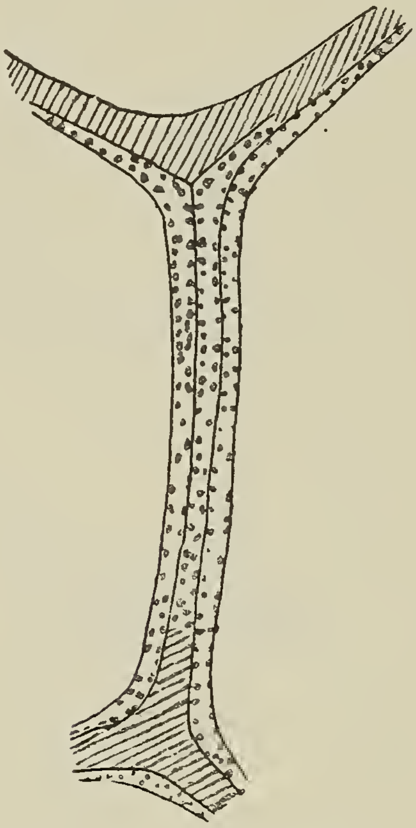


Fig. 32. *Arabis Halleri* L. Idioblastengruppe an einem stärkeren Leitbündel des Blattes im Flächenschnitt. (130 : 1.)

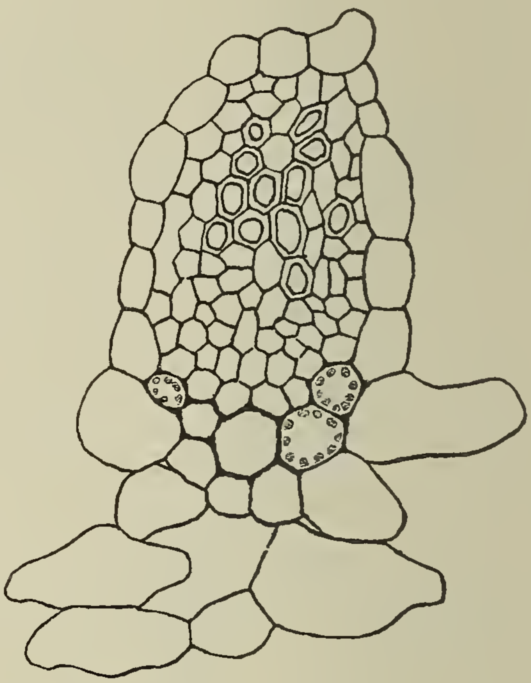


Fig. 33. *Arabis arenosa* Scop. Nervenquerschnitt mit einigen angrenzenden Zellen des Schwammgewebes und Phloembeleg-Idioblasten (260 : 1.)

Größenverhältnisse. Bezüglich der relativen Breite der Idioblasten unterscheiden sich die beiden Arten einigermaßen. Das Blatt von *A. Halleri* ist überhaupt kleinzelliger als das von *A. ovirensis*, außerdem aber ist an den Idioblasten keine so deutliche Breitenhypertrophie zu bemerken (Fig. 23—25, 32), während die Idioblasten von *A. ovirensis* fast stets eine nicht unbedeutende Breitenhypertrophie aufweisen. Doch ist nicht ausgeschlossen, daß wir es hier mit rein individuellen Verschiedenheiten zu tun haben. Systematischen Wert haben diese jedenfalls nicht, weil man noch nicht weiß, wovon sie abhängig sind.

In absoluten Maßen lassen sich die Größenverhältnisse ungefähr folgendermaßen derstellen:

Mittlere Breite bei *A. Halleri* c. 15 μ.
Mittlere Breite bei *A. ovirensis* c. 25 μ.
Maximal Breite beobachtet bei letzterer 60 μ.

Mittlere Länge bei beiden Arten:

a) an geraden, starken Nerven (Phloembeleg- und „Übergangs-Idioblasten“) c. 400 μ.
b) an feineren Nerven (Parenchymscheiden - Idioblasten) c. 150 μ.
Minimale Länge beobachtet an Scheiden-Idioblasten von *A. ovirensis* 90 μ.

Vom Inhalt der Idioblasten ist nichts besonderes zu sagen. Die Eiweißzellen von *A. ovirensis* enthalten ihn verhältnismäßig reichlich, während er bei *A. Halleri* nur spärlich in sehr kleinen Körnern vorhanden ist, die der Innenwand der Idioblasten anliegen. An Querschnitten sind die Idioblasten daher bei letzterer Art schwer aufzufinden.

Chloroplasten fehlen den Idioblasten der Sekt. *Cardaminopsis* offenbar ebenso wie denen von *Turritis*. Man könnte höchstens vermuten, daß in den Scheiden-Idioblasten Chlorophyllkörner vorkommen, da die Parenchymscheide chlorophyllhaltig ist. Wahrscheinlich ist dies jedoch nicht.

2. Kelch und Krone.

Es konnten nur die Kelch- und Kronblätter von *A. Halleri* oberflächlich untersucht werden. Hierbei ergab sich, daß die Idioblasten wegen Eiweißarmut schwer auffindbar, in ihrem Vorkommen aber in beiden Organen an die Leitbündel gebunden sind. Der scheinbare Ort ihres Auftretens ist die Parenchymscheide, insofern der Anschluß ihrer meist spitzen Enden an andere Elemente nicht genau verfolgt werden konnte. Ihre Gestalt ist dieselbe wie im Blatte: teils langgestreckte, teils kürzere Schläuche mit meist spitzen Enden. Bei genauerer Untersuchung würde sich zweifellos ergeben, daß die Idioblasten wie im Laubblatte im Übergang begriffen sind von Phloembeleg-Idioblasten zu Scheiden-Idioblasten.

Die Schoten wurden nicht geprüft.

II. Arabis arenosa Scop.

1. Laubblatt.

Blattbau. Das Blatt von *A. arenosa* ist dorsiventral gebaut, doch ist der Grad der Dorsiventralität ein ungleich höherer als bei *A. Halleri* und *A. ovirensis*. Das Mesophyll besteht aus 8—9 Zellschichten, von welchen 3—4 auf das Palisadenparenchym entfallen. Letzteres besteht hier im Gegensatz zu den beiden anderen Arten aus sehr langgestreckten Palisaden. Fünf Zellagen sind in der Regel als Schwammparenchym ausgebildet. Die Leitbündel sind etwas stärker gebaut als bei den beiden anderen Arten dieser Sektion, insbesondere trifft man auch häufiger Xylembelege außer den Phloembelegen an.

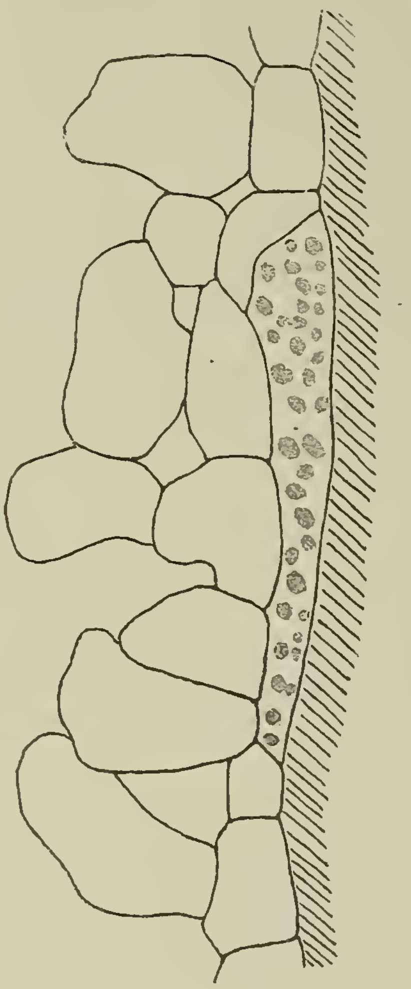


Fig. 34. *Arabis arenosa* Scop.
Typisches Bild eines in die Parenchymscheide hinausgedrängten Phloembeleg-Idioblasten. (240 : 1.)

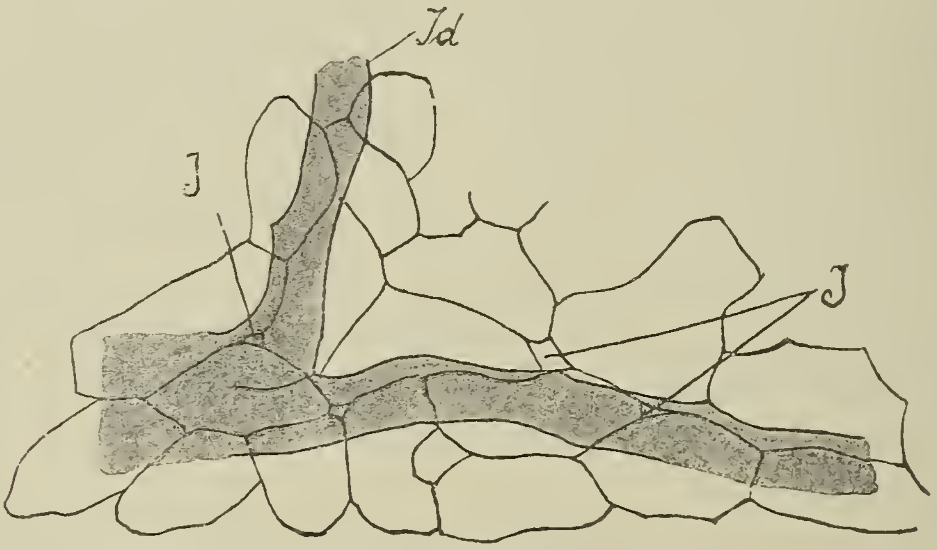


Fig. 35. *Arabis arenosa* Scop.
Blattflächenschnitt. Unter den durchsichtigen Idioblasten *(Id)* liegt die nicht mehr ganz lückenlose, etwas unregelmäßige Parenchymscheide. (*J* = Intercellularlücken.) (240 : 1.)

Die Pflanze wird besonders behandelt, weil sie in Bezug auf die Idioblasten von den beiden anderen Arten der Sektion *Cardaminopsis* einigermaßen abweicht und sich der vorhergehenden Sektion nähert. Sie vermittelt gewissermaßen zwischen *Turritis* und *Cardaminopsis*. Auch bei ihr sind die Eiweißzellen als Phloembeleg-Idioblasten entwickelt mit vorwiegend seitlicher Lage in den Nervenquerschnitten (Fig. 33).

Auch hier ist infolge von starker Breitenhypertrophie der scheinbare Ort ihres Vorkommens, insbesondere in den feineren Anastomosen, oft die Parenchymscheide (Fig. 34). Sie stehen auch an solchen Stellen mit dem Interzellularensystem des Mesophylls in direkter Berührung (Fig. 35), aber trotzdem ist die Parenchymscheide nicht eigentlich gesprengt, die Berührungsstellen mit der Luft der Intercellularen sind vielmehr nicht nur sehr vereinzelt, sondern auch recht klein und unscheinbar (Fig. 35); es sind eigentlich nur kleine ausgesparte Zwickel zwischen den sonst eng aneinander schließenden Scheidenzellen, während sie bei *A. Halleri* und *ovirensis* doch nicht selten zellengroße Lücken bilden (Fig. 24, 28, 29). Dadurch nähert sich diese Pflanze den Turritisarten, bei welchen ich gar keine Berührung der Idioblasten mit dem Intercellularsystem beobachtet habe.

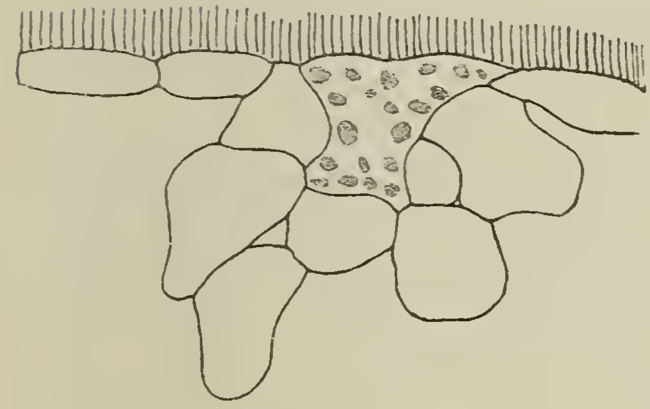


Fig. 36. *Arabis arenosa* Scop. Phloembeleg-Idioblast im Flächenschnitt. (240 : 1.)

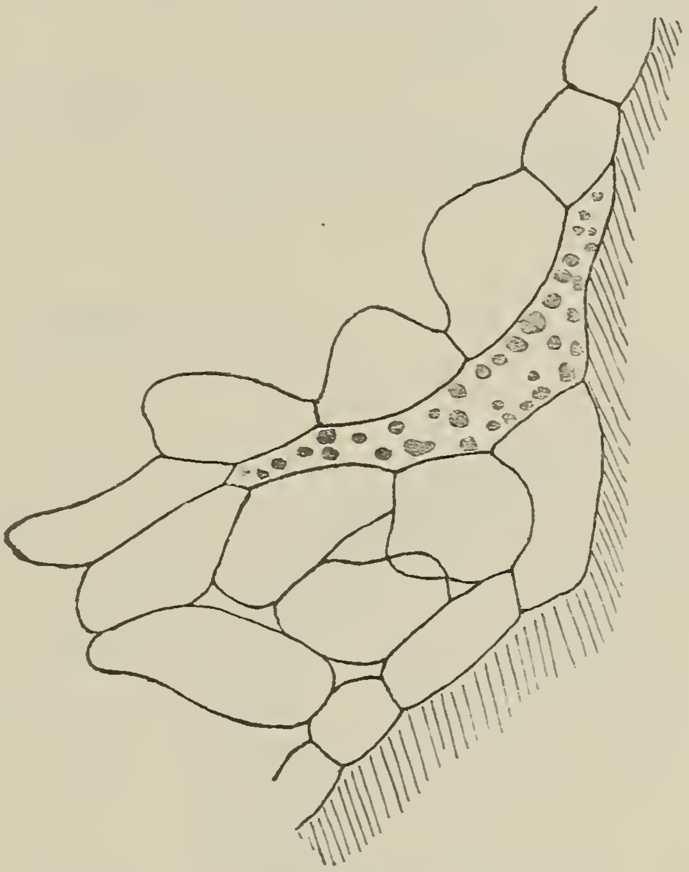


Fig. 37. *Arabis arenosa* Scop. Ins Mesophyll vorspringender Idioblast. (240 : 1.)

In jeder anderen Hinsicht stimmen die Idioblasten dieser Pflanze mit denen der übrigen Cardaminopsisarten, insbesondere mit *A. ovirensis* durchaus überein, sodaß es hier keiner besonderen Beschreibung bedarf. Höchstens wäre noch das (seltene) Vorkommen von vom Leitbündel als Basis aus tief ins Blattparenchym vorspingenden aber ringsum lückenlos von Mesophyllzellen umschlossenen Idioblasten zu erwähnen, die ebenfalls eine kleine Besonderheit dieser Pflanze bilden (Fig. 36, 37), wie sie in gleichem

Maße bisher nigends beobachtet wurde, obwohl Andeutungen eines solchen Hinausdrängens auch bei *Turritis* und den beiden anderen Cardaminopsisarten zu beobachten sind. Doch möchte ich darauf kein Gewicht legen, da dies auch eine rein zufällige Konstatierung sein kann, die nur infolge ihrer Seltenheit bei den anderen hierher gehörigen Arabisarten nicht zur Beobachtung kam. — Inhalt mittelmäßig, Vorkommen der Idioblasten reichlich.

2. Kelch- und Kronblätter.

Idioblasten treten in den Kelchblättern reichlich, in der Krone weniger zahlreich auf und sind streng an den Verlauf der Leitbündel gebunden. Starke Breitenhypertrophie läßt sie nicht selten breiter erscheinen als das ganze Bündel, zu dem sie gehören. Inhalt mäßig.

3. Schotenklappen

wurden nicht untersucht.

D. **Stenophragma Thalianum** Čelak.

(*Arabis Th.* L. = *Sisymbrium Th.* Gaud.)

1. Das Laubblatt ist dorsiventral und besteht am Querschnitt aus 4—6 Zellschichten, von welchen nur die oberste von wenig gestreckten Palisaden gebildet wird. Die Gefäßbündel sind — insbesondere in den Grundblättern — der unteren Epidermis genähert, so daß die Parenchymscheide oft nur durch eine Zellschicht oder einen Luftraum von ihr getrennt ist (Fig. 39, 40). Die Epidermis ist durch den Besitz von Riesenzellen ausgezeichnet (vgl. Heinricher, III. S. 24 ff.).

2. Lokalisation der Idioblasten. Sie liegen ausschließlich in den Phloembelegen, in welchen sie an Querschnitten meist die charakteristische Flankenstellung einnehmen (Fig. 38, 40). Breitenhypertrophie resp. ein Verdrängen der Parenchymscheidenzellen ist nur schwach angedeutet, doch sieht man ähnlich wie bei *A. arenosa* einzelne feine Intercellularen bis an die Idioblasten heranreichen (Fig. 39, 40).

3. Gestalt und Größe sind die Momente, welche einen wesentlichen Unterschied der Idioblasten dieser Pflanze gegen die der oben besprochenen bedingen. Der Gestalt nach sind es sehr lange Schläuche mit spitz zulaufenden Enden (Fig. 41) und entsprechen, indem selbst in den feinsten Nervenareolen ihre Länge im Gegensatz zu den früher besprochenen Arten nicht abnimmt, vollständig den langgestreckten mechanischen Fasern der Phloembelege, welche sie in feinen Nerven allein repräsentieren (Fig. 38). Nur scheinen ihre Wandungen weniger verdickt zu sein als die der ersteren.

Ihre Länge ist selbst in den feinen Areolen so bedeutend, daß es an Flächenschnitten nicht gelang, vollständige Idioblasten zu beobachten. Ich konnte einen Idioblasten, der an beiden Enden

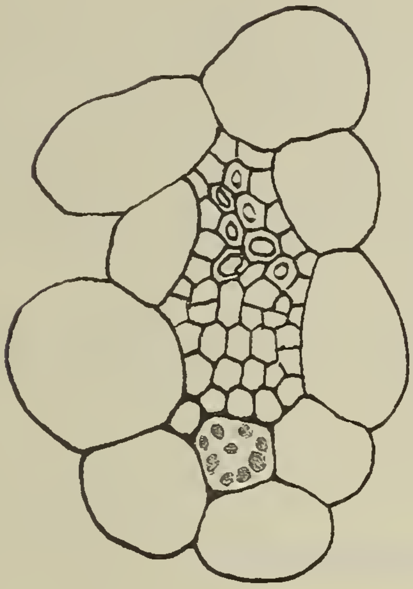


Fig. 38. *Arabis Thaliana* L.
Nervenquerschnitt mit einem Phloembeleg-Idioblasten.
(340 : 1.)

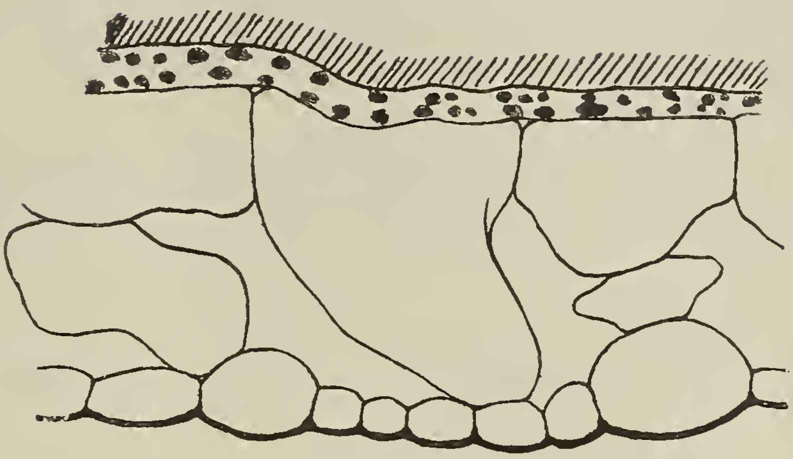


Fig. 39. *Arabis Thaliana* L.
Teil eines Blattquerschnittes mit einem Idioblasten und der sehr unregelmäßigen, nicht ganz lückenlosen Parenchymscheide.
(240 : 1.)

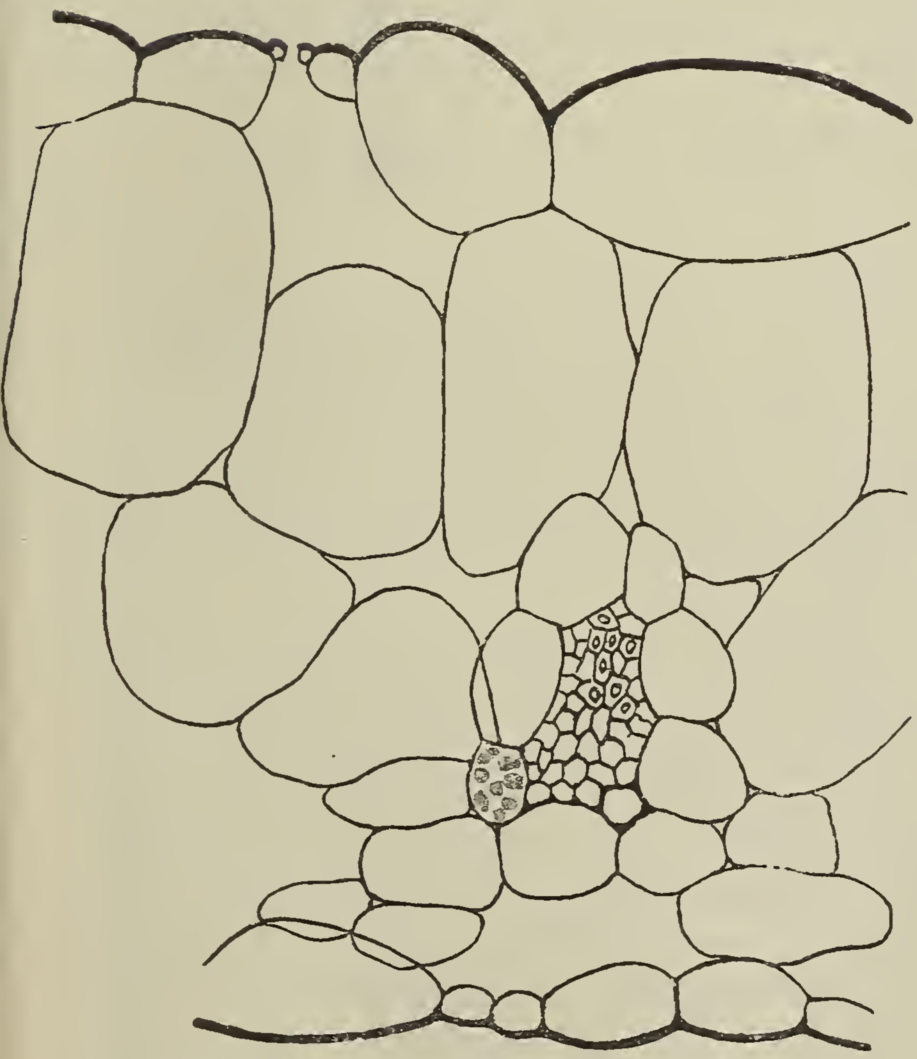


Fig. 40. *Arabis Thaliana* L.
Blattquerschnitt. (240 : 1.)

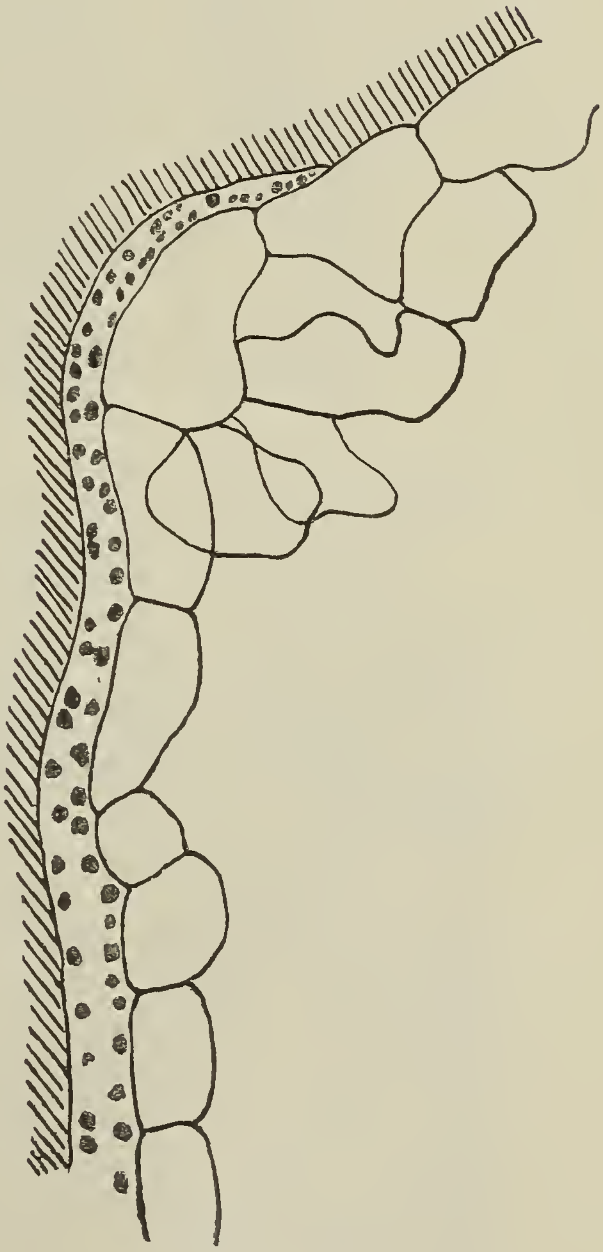


Fig. 41. *Arabis Thaliana* L.
Endigung eines Idioblasten im Flächenschnitt. (240 : 1.)

abgeschnitten war, 1·4 mm weit verfolgen. Seine wirkliche Länge muß demnach, da er auf einer Seite ungefähr an seiner breitesten Stelle angeschnitten war, mindestens 2 mm betragen. In der Breite läßt sich fast vollständige Übereinstimmung mit den mechanischen Belegzellen konstatieren, da die Eiweißzellen keine deutliche Breitenhypertrophie zeigen. Maximaler beobachteter Breitendurchmesser: 25 μ.

Der Inhalt ist quantitativ sehr gering, was die Auffindung erschwert, doch sind sie reichlich vertreten.

E. **Sekt. Turritella** C. A. Mey. und **Sekt. Pseudarabis** C. A. Mey.

Untersuchte Arten:

1. *Arabis Allionii* DC.
2. „ *alpestris* Schleich.
3. „ *bellidifolia* Jacq.
4. „ *bryoides* Boiss.
5. „ *ciliata* R. Br.
6. „ *digenea* Fritsch (*A. Scopoliana* × *procurrens*).
7. „ *furcata* Watson.
8. „ *hirsuta* Scop.
9. „ *procurrens* W. et K.
10. „ *rosea* DC.
11. „ *sagittata* DC. (s. Heinricher. II. S. 11).
12. „ *Scopoliana* Boiss. = *Draba ciliata* Scop.
13. „ *sudetica* Tausch.
14. „ *vochinensis* Spreng. (*Draba mollis* Scop.).

1. Laubblatt.

Blattbau. Sämtliche Arten haben dorsiventralen Blattbau (Fig. 42—45). Die Zahl der Palisadenschichten schwankt bei den verschiedenen Arten zwischen 2—4, das Schwammparenchym zählt 3—7 Lagen. Die Gefäßbündel in der Mediane der Blattquerschnitte haben im Wesentlichen denselben Bau wie bei den vorhergehenden Sektionen.

Lokalisation der Idioblasten. Die Eiweißzellen finden sich ausschließlich im Mesophyll, und zwar in allen Schichten desselben mit Ausnahme der beiden unmittelbar an die Epidermen anstoßenden Zellagen, sie sind also als „Mesophyll-Idioblasten“ zu bezeichnen. Zum Mesophyll gehört auch die Parenchymscheide, und auch in dieser treten bei sämtlichen Arten Idioblasten auf (Fig. 42, 43), die man ebenso wie die aus Phloembeleg-Idioblasten hervorgegangenen, in der Parenchymscheide liegenden Eiweißzellen bei *Cardaminopsis* als Scheiden-Idioblasten bezeichnen kann. Bevorzugt ist das Schwammparenchym und die mittleren Zellschichten, in welchen die Gefäßbündel liegen (Fig. 44, 45). Unmittelbar an die Epidermis anstoßend habe ich sie nie gefunden. Während sie sich aber im Schwammgewebe nicht selten nur durch eine einzige Zellage von der Epidermis getrennt finden (Fig. 44), gehört infolge der allgemein bemerkbaren Tendenz der Eiweißzellen, mehr gegen die Blattunterseite zu aufgetreten, ein derartiges epidermisnahes Vorkommen im Palisadengewebe zu den Seltenheiten. Ich habe es bisher nur bei *A. ciliata, hirsuta, procurrens* und *rosea* in ganz vereinzelten Fällen beobachtet (Fig. 46).

Außer dieser Tendenz nach unten läßt sich eine unverkennbare Beziehung der Eiweißzellen zu den Gefäßbündeln konstatieren. Sie spricht sich in zweifacher Weise aus. Einerseits erscheinen die Idioblasten bei jeder Art auch als Vertreter von Parenchymscheidenzellen, also in unmittelbarer Berührung mit den Leitbündeln (Fig. 42, 43, 47, 49), und zwar nicht etwa selten und nur vereinzelt, sondern ziemlich häufig. In allen Fällen ist es hierbei der Siebteil des Bündels, mit welchem diese Idioblasten in Berührung stehen (Fig. 43); an der Xylemseite habe ich nie Scheiden-Idioblasten angetroffen. Andererseits läßt sich aber auch bei den Mesophyll-Idioblasten im engeren Sinne ein gewisses Gravitieren nach den Gefäßbündeln erkennen. Am besten ist dies an Flächenschnitten bei schwacher Vergrößerung zu erkennen. An solchen sieht man deutlich, daß nur wenige Idioblasten im Zentrum der von den Blattnerven gebildeten Areolen anzutreffen sind, weitaus die größere Mehrzahl derselben findet sich in allernächster Nähe der Nerven angehäuft. Und zwar legen sich diese den Leitsträngen genäherten Mesophyll-Idioblasten entweder direkt der Parenchymscheide an (Fig. 45, 48—50), wobei sie sich mit Vorliebe an Scheiden-Idioblasten selbst anschließen (Fig. 40), oder bald größere,

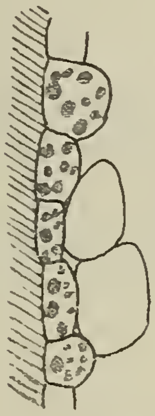


Fig. 42. *Arabis procurrens* W. et K. Gruppe von Parenchymscheiden-Idioblasten im Flächenschnitt des Blattes. (130 : 1.)

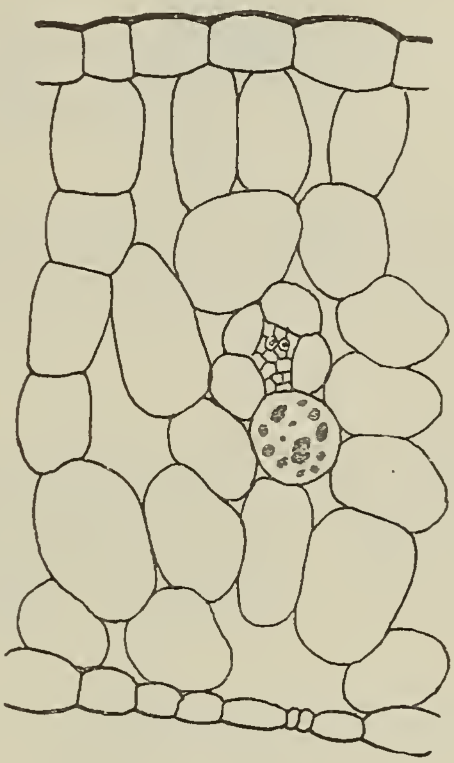


Fig. 43. *Arabis procurrens* W. et K. Blattquerschnitt mit einem Scheiden-Idioblasten. (130 : 1.)

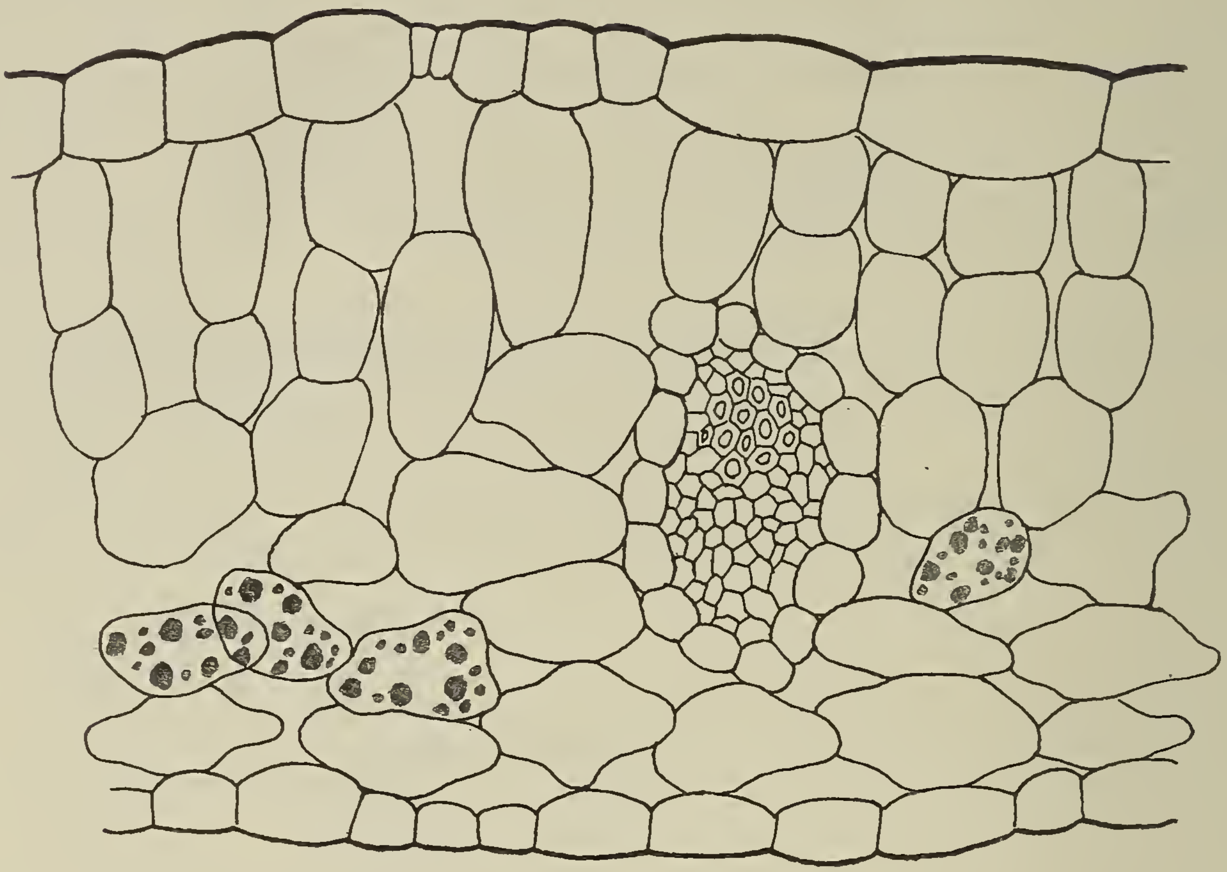


Fig. 44.

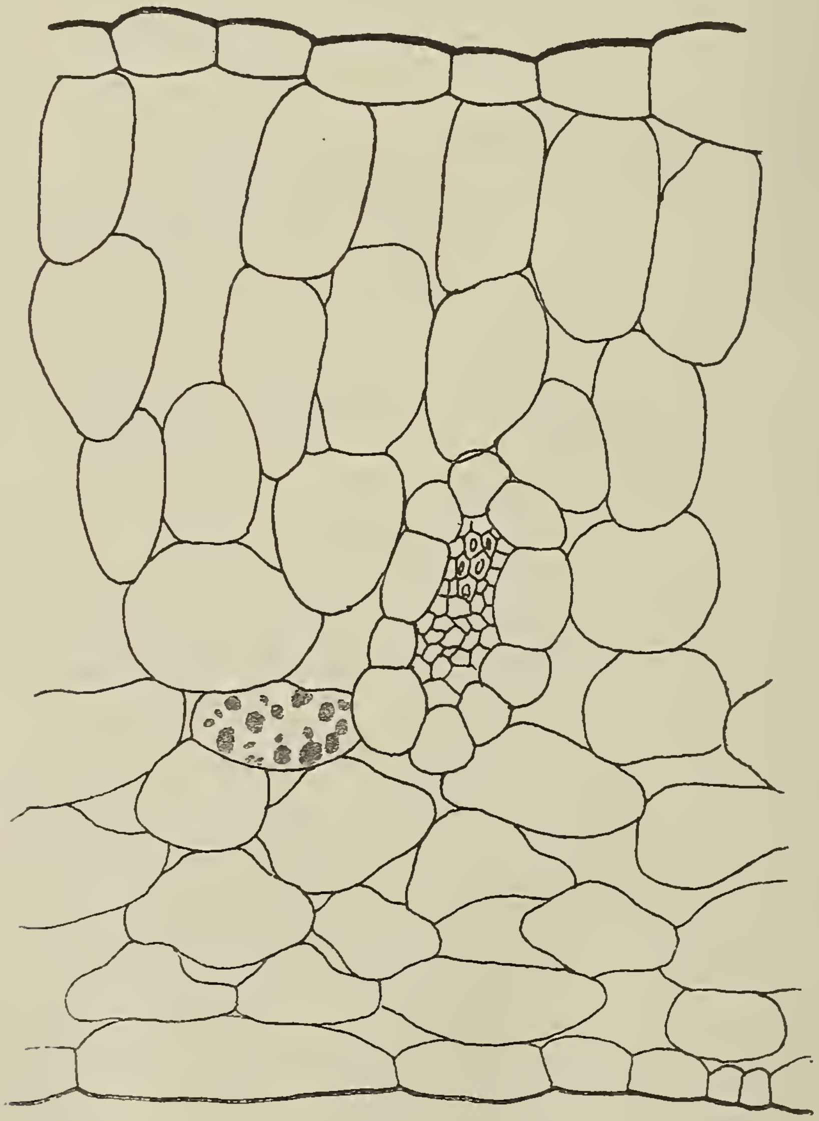


Fig. 45.

Fig. 44—45. *Arabis hirsuta* Scop.
Blattquerschnitte mit Mesophyll-Idioblasten. (260 : 1.)

bald kleinere Gruppen untereinander zusammenhängender Idioblasten erscheinen durch eine einzige Schicht von Mesophyllzellen von der Parenchymscheide getrennt (Fig. 44). Auch hier ist es in den meisten Fällen die Phloemseite resp. eine der beiden Flanken des Phloems, wo die Anlagerung der Idioblasten an die Parenchymscheide erfolgt (Fig. 45), was mit der erwähnten Gravitation nach dem Schwammgewebe zusammenhängt. Doch ist das Auftreten von Idioblasten in unmittelbarer Berührung mit der Parenchymscheide an der Xylemseite der Gefäßbündel durchaus nicht ausgeschlossen (Fig. 50), wenn auch bedeutend seltener.

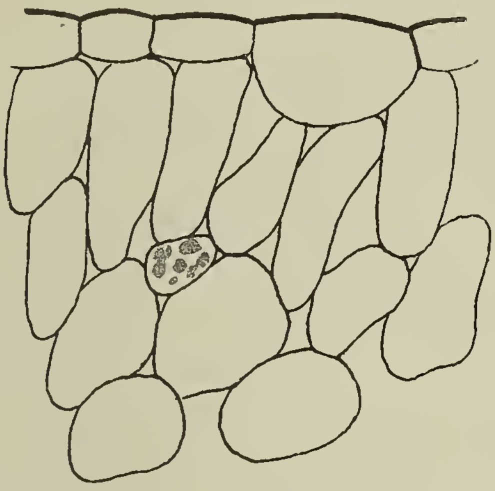


Fig. 46. *Arabis ciliata* R. Br. Teil des Palisadenparenchyms des Blattes mit einem Mesophyll-Idioblasten. (260 : 1.)

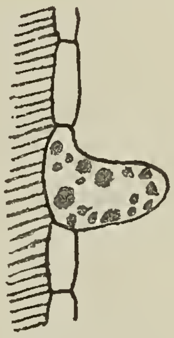


Fig. 47. *Arabis digenea* Fritsch. Parenchymscheiden-Idioblast aus dem Blatte im Flächenschnitt. (170 : 1.)

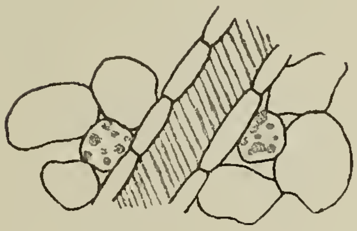


Fig. 48. *Arabis procurrens* W. et K. Der Parenchymscheide anliegende Idioblasten des Blattes. (130 : 1.)

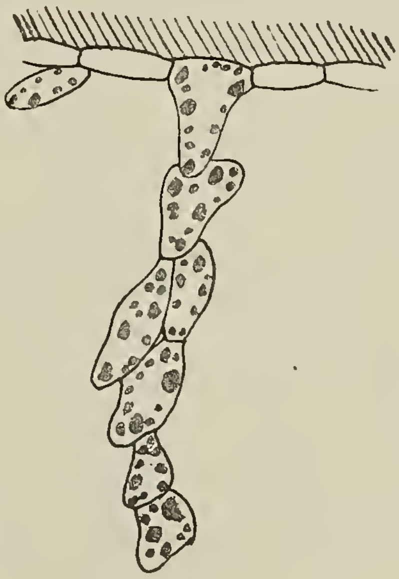


Fig. 49. *Arabis Scopoliana* Boiss. Gruppe von 7 zusammenhängenden Eiweißzellen des Blattes. (170 : 1.)

Hinsichtlich der Gestalt der Idioblasten wurde schon bei den vorhergehenden Sektionen die große Übereinstimmung mit den Elementen desjenigen Gewebes betont, in welchem sie lokalisiert sind. Dasselbe ist auch hier der Fall. Was zunächst die Scheiden-Idioblasten betrifft, so haben dieselben meist auch die den Parenchymscheidenzellen zukommende Gestalt, indem sie in Form kurzer oder etwas gestreckter, parenchymatischer, an Querschnitten nahezu kreisrund erscheinender Zellen auftreten (Fig. 42, 43). Nicht selten jedoch macht sich bei ihnen das Bestreben geltend, mit den Zellen des angrenzenden Parenchyms, speziell mit in der Nähe liegenden Idioblasten in Verbindung zu treten, sie treten dann mehr oder weniger aus der Parenchymscheide heraus und zeigen dann häufig die Gestalt keuliger oder am Grunde gegen den Leitstrang zu fußförmig verbreiterter Zellen (Fig. 47, 49). Bei *A. hirsuta* sind die Abweichungen der Scheiden-Idioblasten von der gewöhnlichen Form der Parenchymscheidenzellen manchmal noch bedeutender, indem sie unter Umständen eine sehr starke Streckung in auf den Längsverlauf der Gefäßbündel normaler Richtung erfahren können (Fig. 52). Wenn wir die relative Größe der Scheiden-Idioblasten ins Auge fassen, so läßt sich sagen, daß in den meisten Fällen ihre Breite größer zu sein pflegt als die normaler Scheidenzellen (Fig. 42, 43), während ihre Länge, ebenso wie die der Parenchymscheidenzellen selbst, eine wechselnde ist, sich aber meist mit den Parenchymscheidenzellen der betreffenden Art in Übereinstimmung befindet.

Die Mesophyll-Idioblasten im engeren Sinne unterscheiden sich sehr wenig von den umgebenden Mesophyllzellen, ihre Idioblastennatur tritt in Bezug auf Gestalt und relative Größe bei den meisten Arten in der Regel bloß durch ein geringes plus oder minus hervor. Besonders in den mittleren Schichten des Mesophylls, wo die Zellen fast durchweg rundliche Formen aufweisen, sind die Eiweißzellen gestaltlich kaum von den umgebenden Zellen verschieden. Im Schwammgewebe hingegen, wo die Mesophyllzellen bei manchen Arten infolge der Ausbildung großer Intercellularen sehr unregelmäßige Gestalt, mit Ausbuchtungen, Höckern und Armen aufweisen, weichen die Idioblasten durch den konstanten Mangel jeglicher Auszweigung von den Zellen des Schwammgewebes ab und sind vielfach auch durch geringere Größe ausgezeichnet (Fig. 51). Im allgemeinen also sind die Mesophyll-Idioblasten rundliche, elliptische oder eiförmige, nicht selten auch etwas stärker in die Länge gestreckte und dann auch manchmal gekrümmte parenchymatische Zellen. Ihre Länge beträgt in der Regel höchstens das Vier- bis Fünffache ihrer Breite. Eine Ausnahme davon trat mir in einem Exemplar von *A. hirsuta* entgegen, wo langgestreckte, schlauchförmige Idioblasten einerseits sehr häufig zu beobachten waren (Fig. 52, 53), und andererseits eine sehr bedeutende Länge zeigten, welche Erscheinung in der Sektion isoliert dasteht. Eigentümlich ist dabei, daß derartige schlauchförmig verlängerte Idioblasten bei *A. hirsuta* vielfach bald einzeln, bald zu zweien sich von einem Leitbündel zum anderen hinüberspannen, wodurch sie den Eindruck von stoffleitenden Elementen hervorrufen, welche gleichsam als Ersatz für Gefäßbündelverbindungen die Kommunikation zwischen benachbarten Leitbündeln herstellen sollen (Fig. 52, 53). Das zweite Exemplar derselben Art, das ich untersuchte, zeigte derartige vom Gesamtcharakter der Sektion etwas abweichende Idioblastenformen nicht, demnach dürfte es sich hier vielleicht um eine Rückschlag-Erscheinung handeln, um eine teilweise Rückkehr zu langgestreckten, milchröhrenähnlichen Idioblasten (vgl. auch die Ausführungen auf Seite 429 ff.). Die Idioblasten von *A. furcata* sind fast stets nahezu kugelig und kleiner als die umgebenden Parenchymzellen. Bei den übrigen Arten variieren die Formen innerhalb der angegebenen sehr engen Grenzen.

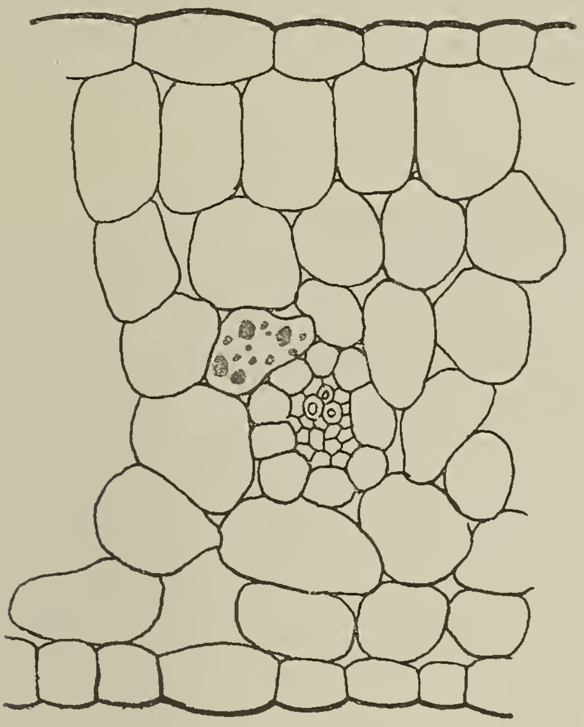


Fig. 50. *Arabis procurrens* W. et K. Blattquerschnitt mit einem der Parenchymscheide an der Xylemseite anliegenden Idioblasten. (170 : 1.)

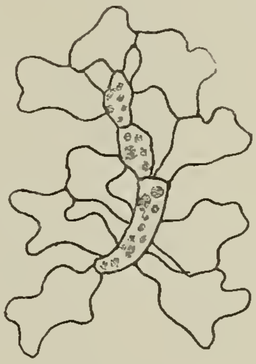


Fig. 51. *Arabis hirsuta* Scop. Idioblastengruppe aus dem Schwammgewebe im Flächenschnitt. (130 : 1.)

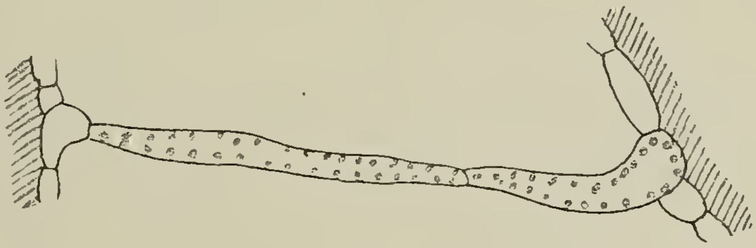


Fig. 52.

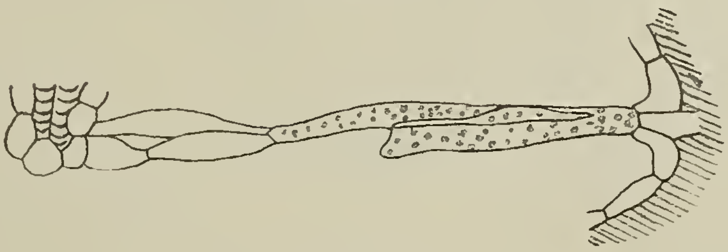


Fig. 53.

Fig. 52—53. *Arabis hirsuta* Scop. Verlängerte Idioblasten im Flächenschnitt. (170 : 1.)

Die Zahl der zur Beobachtung gelangenden Idioblasten ist bei den meisten Arten ziemlich groß, da sie aber, wie wir noch hören werden, von äußeren Umständen abhängig ist, so hat sie für uns wenig Bedeutung. Während man z. B. bei *A. ciliata,* *hirsuta, rosea* u. a. die Eiweißzellen leicht und reichlich auffindet (bei ca. 300facher Vergrößerung an Flächenschnitten in günstigen Fällen bis gegen 20 in einem Gesichtsfeld), gelang es mir bei *A. vochinensis* anfangs in den Blättern überhaupt nicht, Eiweißzellen zu finden. Nur im Kelche bekam ich einige kleine Idioblasten zu Gesicht. Ich mußte vier Exemplare dieser Art untersuchen, bis ich endlich auch in den Blättern eine Anzahl von Idioblasten zu finden vermochte.

Die Eiweißzellen treten entweder vereinzelt auf (Fig. 45, 46, 47, 50), was in Querschnitten in den meisten Fällen, in Flächenschnitten sehr häufig dem Vorgang des Schneidens zuzuschreiben sein dürfte, oder aber, was besonders an Flächenschnitten viel häufiger vorkommt, sie bilden untereinander zusammenhängende Gruppen oder Ketten, die aus zwei bis neun Idioblasten bestehen können und nicht selten Verbindungsbrücken zwischen benachbarten Gefäßbündeln darstellen. Deutliche Tendenz zur Kettenbildung zeigen insbesondere die Idioblasten von *A. Scopoliana* (Fig. 49).

Größenverhältnisse. Im Vergleiche zu den großen Schläuchen der Sektionen *Turritis* und *Cardaminopsis* zeigen die Idioblasten von *Pseudarabis* und *Turritella* sehr geringe Dimensionen. Die mittlere Breite beträgt ungefähr 25 μ, die Länge ca. 50 μ. Die maximale Breite und Länge, welche die Idioblasten in dieser Sektion normalerweise erreichen können, beträgt ca. 55 beziehungsweise 80 μ. Bei *A. hirsuta* habe ich, wie oben gesagt, in einem Exemplar dieser Pflanze abweichend davon Idioblasten bis zur Länge von 260 μ gefunden.

Die Membran der Idioblasten zeigte sich in einigen Fällen deutlich verdickt, bald mehr, bald weniger, doch scheint die Dicke der Membran vom Alter der Blätter abzuhängen. Ohne mich darauf einzulassen, ob in genügend alten Blättern die Zellwände der Idioblasten bei allen Arten verdickt sind, sollen hier diejenigen Arten angeführt werden, die unzweifelhaft verdickte Membranen aufweisen. Es sind: *A. alpestris, bellidifolia, bryoides* (besonders stark), *digenea, procurrens, Scopoliana, hirsuta, ciliata* (vgl. auch S. 469).

Hinsichtlich der Menge des eiweißartigen Inhaltes der Idioblasten herrscht große Verschiedenheit. Während bei einigen das Eiweiß reichlich vorhanden ist, findet es sich bei anderen nur in minimalen Spuren, die eben noch zur Not ein sicheres Erkennen der Idioblasten zulassen. Die Inhaltsmengen sind auch individuell außerordentlich verschieden. Infolge der Inhaltsarmut der Eiweißzellen war ich bei manchen Arten (*A. Vochinensis* u. a.) genötigt, oft mehrere Individuen zu untersuchen, bis es mir endlich gelang, Idioblasten zu finden, und merkwürdigerweise zeigten sich die gefundenen dann vielfach durchaus nicht sehr inhaltsarm.

Chlorophyllgehalt. Wichtig ist noch, daß die Eiweißzellen dieser beiden Arabisgruppen Chlorophyll enthalten, was bisher übersehen worden war. Assimilierende Chloroplasten konnten gefunden werden bei den Idioblasten von *A. hirsuta, ciliata, rosea, alpestris, sagittata.* Sie bilden sicherlich einen integrierenden Bestandteil der Mesophyll-Idioblasten. Daß gegenwärtig erst bei dieser kleinen

Anzahl von Arabisarten der Nachweis des Chlorophylls in den Eiweißzellen geführt werde, liegt in den auf Seite 426 dargelegten Schwierigkeiten begründet, die gerade bei dieser Arabisgruppe am größten sind wegen der großen Reduktion der Idioblasten und ihrer morphologischen Übereinstimmung mit den umliegenden Zellen.

2. Kelch- und Kronblätter, Schotenklappen.

Wie in den vorhergehenden Sektionen konnte festgestellt werden, daß in den Blattorganen der Blütenregion dieselben Verhältnisse wiederkehren wie im Laubblatte. Zwar konnten Eiweißzellen nicht bei allen Arten in den Blütenorganen gefunden werden, wo sie sich aber vorfanden, dort zeigten sie dieselbe Lokalisation und Ausbildung wie im Laubblatte. Sie sind demnach im ganzen Mesophyll zerstreut, bevorzugen die Unterseite der Blattorgane und in dieser die Nähe der Leitbündel. Gestalt und Größe korrespondieren ebenfalls mit den entsprechenden Verhältnissen im Laubblatte. Lehrreich ist diesbezüglich *A. hirsuta.* Normalerweise haben hier die Idioblasten dieselbe Ausbildung wie bei den übrigen Arten. In dem oben erwähnten Exemplar dieser Art, das in den Blättern sehr lange, schlauchförmige Idioblasten zeigte, weisen die letzteren auch in den Blütenblättern, speziell im Kelch, dieselbe Gestalt auf. Ihre Länge kann hier bei einer Breite von 20 μ nahezu 300 μ erreichen. Dadurch, daß sich zwei oder mehrere solcher Schläuche mit ihren Enden aneinanderreihen, wird das Bild noch auffallender. Daraus ist zu ersehen, daß solche vereinzelte Abweichungen (Atavismen?), wo sie vorkommen, die ganze Pflanze in allen ihren Teilen zu ergreifen scheinen, so daß auch in solchen Fällen die vollständige Übereinstimmung zwischen Laub- und Hochblättern gewahrt bleibt.

Was die Verteilung der Idioblasten auf die genannten Organe betrifft, so sind sie in der Regel in den Kelchblättern am leichtesten und zahlreichsten zu finden. An zweiter Stelle kommen die Schotenklappen, an letzter die Kronblätter. Hier finden sie sich entweder sehr spärlich (mehr als 8—9 in einem Kronblatt konnte ich nirgends zählen), oder sie sind gar nicht aufzufinden.

F. **Sekt. Euarabis** C. A. Mey.

Untersuchte Arten:

1. *Arabis alpina* L.
2. „ *albida* Stev.
3. „ *Billardieri* Boiss. var. *rosea.*
4. „ *spec.,* der *A. alpina* ähnlich, aber mit tieferen Blattzähnen.

1. Laubblatt.

Myrosin- oder Eiweißzellen in dem bisher gebrauchten Sinne als spezifische Idioblasten mit mehr oder weniger ausgeprägter morphologischer Eigenart ließen sich bei den Arten dieser Sektion auf keine Weise nachweisen. Die Bildung von Eiweiß resp. Myrosin in bestimmten Zellen scheint jedoch auch für diese Pflanzen von einiger Bedeutung zu sein, nur ist die Funktion der Eiweißspeicherung auf andere Zellen übergegangen, auf die Schließzellen der Spaltöffnungen.

An lebenden Oberflächenschnitten ist natürlich von dieser Erscheinung nichts zu merken, schon aus dem einfachen Grunde, weil die vorhandenen Eiweißmengen nicht so groß zu sein pflegen, um eine starke Lichtbrechung des Inhaltes der Schließzellen hervorzurufen. An gleichen Schnitten durch Alkoholmaterial bemerkt man hingegen ohne weitere Behandlung (gut allerdings nur bei *A. alpina*) stark lichtbrechende, homogene Kügelchen oder Körnchen von verschiedener Größe im Innern der Schließzellen in größerer oder geringerer Zahl, welche genau so aussehen wie die Körner, die sich nach Alkoholbehandlung in den Idioblasten vorfinden (Fig. 54). Diese Körnchen färben sich mit Jod gelb bis gelbbraun, nehmen bei Behandlung mit Millonschem Reagens eine schwache Rosa- bis Karminfärbung an und haben starkes Speicherungsvermögen für Pikrokarmin und insbesondere Säurefuchsin. Bei Behandlung der Schnitte mit verdünnter Kalilauge lösen sie sich auf, ebenso in Eau de Javelle. Unterwirft man frische Schnitte durch lebende Blätter von *A. alpina* der Behandlung mit Millonschem Reagens, so fällt der Inhalt in Form eines sehr feinkörnigen Koagulates aus, welches beim Erwärmen einen fleischroten Farbenton annimmt. Desgleichen ist das Koagulat dann sehr feinkörnig, wenn man lebende Schnitte und nicht ganze Blätter in Alkohol fixiert — ein Zeichen, daß die Kerngröße des Gerinnsels ebenso von der Schnelligkeit der Fällung abhängt wie beim Eiweiß der echten Idioblasten. Verschiedene Formen der Koagulatkörner zeigt Figur 54.

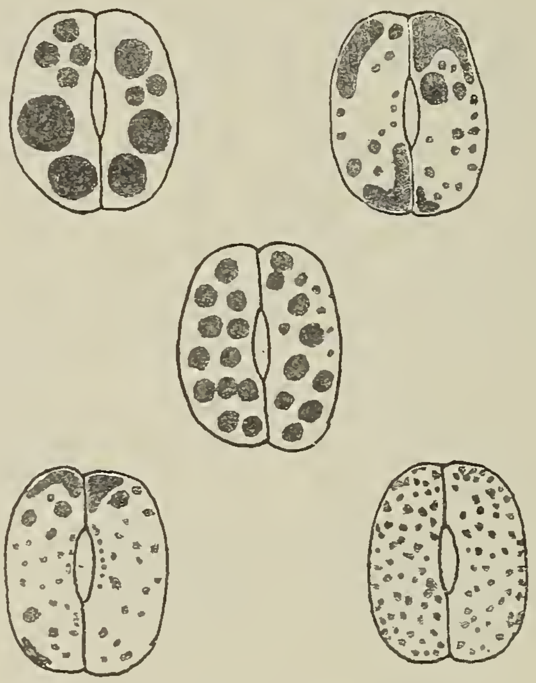


Fig. 54. *Arabis alpina* L.

Spaltöffnungs-Schließzellen mit in verschiedener Form koaguliertem Eiweiß. (460 : 1.)

Diese Reaktionen lassen den Inhaltsstoff der Schließzellen als einen Eiweißstoff erkennen. Die Funktion der Eiweißspeicherung scheint demnach bei dieser Gruppe von Arabisarten von den „Eiweißzellen" auf die Schließzellen der Spaltöffnungen übergegangen zu sein, da sich echte Eiweißzellen nicht nachweisen ließen.

Daß nun der in den Schließzellen lokalisierte Eiweißkörper mit dem Eiweißstoff der von Heinricher entdeckten Idioblasten identisch ist, dafür sprechen folgende Gründe:

1. Das Eiweiß der Cruciferen-Idioblasten hat sich, wie Guignard und Spatzier nachgewiesen haben, stets mit einem Stoff vergesellschaftet gefunden, der das Vermögen besitzt, aus myronsaurem Kali (Sinigrin) Senföl abzuspalten — das Myrosin. Idioblasten führende Organe oder Organteile erregen deshalb beim Zerkauen derselben entweder schon für sich allein (wenn die Pflanze außer Myrosin auch Sinigrin enthält) oder nach Zusatz von wenig Kaliummyronat auf der Zunge den charakteristischen, scharfen, stechenden Geschmack des Senföles. Diese von Spatzier angegebene (I. S. 54) Geschmacksreaktion auf Senföl, welche wie ich mich überzeugen konnte, sehr empfindlich ist, tritt nun auch beim Zerkauen der Blätter der obengenannten Arten ein: bei *A. alpina* und *A. albida* für sich allein, bei *A. spec.* erst nach Zusatz von Sinigrin. Ganz besonders intensiv ist die Reaktion bei *A. alpina*, wo auch der Eiweißgehalt der Schließzellen am größten ist. Bei *A. Billardieri* bekam ich keine Senfölreaktion, obwohl in fixierten Schnitten ein ähnliches Koagulat in den Schließzellen sich vorfindet, wie bei den anderen Arten. Dasselbe besitzt aber, abgesehen davon, daß es nur außerordentlich spärlich ist, ein auffallend geringes Speicherungsvermögen für Säurefuchsin.

Aus dem Gesagten ist zu schließen, daß das glykosidspaltende Enzym nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen lokalisiert sein kann, da spezifische Myrosinzellen nicht vorkommen.

2. Spatzier hat bei Resedaceen in den Schließzellen der Spaltöffnungen ebenfalls auffallende Eiweißmengen gefunden und hat die Identität dieses Eiweißkörpers mit dem Idioblasten-Eiweiß der Cruciferen dargetan (Spatzier. I. S. 54 u. 70). Da nun die Resedaceen eine den Cruciferen verwandte Familie sind, so ist einerseits das Vorkommen von Eiweiß in den Schließzellen der letzteren nicht verwunderlich, und andererseits dessen Identität mit dem Eiweiß der Myrosinzellen wahrscheinlich.

Bei dieser Gelegenheit mag noch erwähnt werden, daß auch bei den Capparideen Eiweiß in den Schließzellen der Blätter vorkommt. Bei *Cleome graveolens* Rafin. habe ich sowohl im Stengel und den Blättern als auch in den Fruchtblättern auffallende Mengen von Eiweiß in den Schließzellen gefunden. Demnach ist das Vorkommen desselben in den Schließzellen nicht ausschließlich auf die Resedaceen beschränkt, sondern tritt auch in der Rhoeadinenreihe auf, und ich glaube, nachdem einmal auf ein derartiges Vorkommen bei Cruciferen und Capparideen aufmerksam gemacht worden, werden sich die Fälle noch vermehren. Übrigens ist dadurch eine weitere (anatomische) Beziehung der Resedaceen zu den Rhoeadales gegeben.

Nicht bei allen angeführten Arten ist der Eiweißstoff in den Schließzellen in gleicher Menge vertreten. Am reichlichsten findet er sich bei *A. alpina*, welche auch die stärkste Senfölprobe gibt (s. S. 465), doch auch hier wechselt die Menge und Größe der Körner von Zelle zu Zelle. Ebenso variiert die Inhaltsmenge bei verschiedenen Individuen. Bei *A. albida* konnte ich anfangs lange Zeit in einer Menge von Präparaten nirgends die charakteristischen Eiweißkörner finden, bis es mir endlich doch gelang. Ähnlich war es bei *A. Billardieri*. Die Koagulatkörner der letzteren haben zudem die Eigenheit, nur eine sehr schwache Eiweißreaktion mit Millonschem Reagens zu geben und sich mit Säurefuchsin nur schlecht zu tingieren. Worauf dieses Verhalten beruht, weiß ich nicht.

Ich habe auf Seite 429 die Ansicht ausgesprochen, daß wir in den Mesophyll-Idioblasten nicht nur in morphologischer Reduktion begriffene Elemente vor uns haben, sondern daß mit dieser Reduktion ein Funktionswechsel Hand in Hand geht, oder vielmehr die korrelative Ursache der ersteren bildet: der Übergang der Mesophyll-Idioblasten zu Assimilationszellen durch Ausbildung von Chloroplasten. Bei der Arabissektion *Euarabis* C. A. Mey. dürfte nun möglicher Weise dieser Übergang seinen Abschluß bereits erreicht haben, d. h. ursprünglich in den Vorfahren dieser Gruppe vorhandene Idioblasten sind vermutlich infolge vollständigen Verlustes ihrer morphologischen und physiologischen Eigenart unauffindbar geworden und zur Assimilationsfunktion zurückgekehrt.

Zu Gunsten dieser Annahme scheint mir folgendes zu sprechen:

1. Die Sektion *Euarabis* hat entschieden mit den Sektionen *Pseudarabis* und *Turritella* bedeutend größere morphologische Übereinstimmung als mit *Turritis* und *Cardaminopsis,* welch letztere Sektionen von manchen Autoren infolge ihrer besonderen Qualitäten von der Gattung *Arabis* abgetrennt wurden (siehe die Synonyme auf Seite 432 und 444). Daher ist es wahrscheinlich, daß *Euarabis* ursprünglich (in ihren Vorfahren) Mesophyll-Idioblasten besessen hat wie *Pseudarabis*. Dafür spricht auch die Wuchsform und der Besitz ungefiederter Blätter, was in gewissem Grade als Kriterium für die Zugehörigkeit zu Mesophyll-Idioblasten besitzenden Cruciferen betrachtet werden kann.

2. Dieselben verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Pseudarabis* lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß die hypothetischen Idioblasten von *Euarabis* bereits einen hohen Grad des Funktionswechsels erlangt haben müßten, da sie bereits bei *Pseudarabis* soweit reduziert sind, daß sie vielfach nur schwer von gewöhnlichen Mesophyllzellen zu unterscheiden sind.

3. Wenn nun aber trotz aller Mühe bei keiner einzigen der genannten Arten dieser Sektion auch nur eine leise Andeutung von gegenüber den Mesophyllzellen irgendwie differenzierten Zellen, die eventuell als morphologische Äquivalente der Eiweißzellen gelten könnten, gefunden werden konnte, während doch bei den übrigen Sektionen entweder in allen oder in der weitaus größeren Mehrzahl der Arten der Idioblastennachweis gelungen ist, so liegt die Ver-

mutung nahe, daß die inhaltliche und gestaltliche Reduktion der Idioblasten hier ihren vollkommenen Abschluß gefunden haben dürfte.

4. Das Auftreten von idioblastischem Eiweiß in den Schließzellen der Blätter ist ein Moment, das dieser Annahme nur zur Stütze gereichen kann, indem man in der Übernahme der Eiweißspeicherung durch die Schließzellen eine diesbezügliche Entlastung der Eiweißzellen erblicken kann, denen in Korrelation damit der Weg zur vollständigen Rückanpassung an die Assimilationsfunktion erleichtert wurde, während bei den übrigen Cruciferen dieser Funktionswechsel noch nicht restlos durchgeführt erscheint.

Ein strenger Beweis für diese Deutung ist aber gegenwärtig noch nicht gegeben. Denn die Vergeblichkeit der Bemühungen des Idioblastennachweises kann auch in anderen Momenten ihren Grund haben, wie z. B. in Standortsverschiedenheiten und dadurch bedingtem individuellen Inhaltsmangel der Idioblasten, wobei es allerdings ein merkwürdiger Zufall wäre, daß alle vier Arten derselben Gruppe gleichzeitig von demselben Inhaltsmangel betroffen wurden. Da diese Möglichkeit, wenn schon nicht sehr wahrscheinlich, doch immerhin denkbar ist, so erscheint es geboten, von einer systematischen Verwertung des Fehlens der Idioblasten vorläufig Abstand zu nehmen; dazu kommt auch noch, daß die Möglichkeit gleichfalls nicht ausgeschlossen ist, daß auch andere Cruciferen mit wohl ausgebildeten Idioblasten Eiweiß in den Schließzellen in dem Zellsaft gelöst führen, obwohl bisher darüber nichts bekannt ist.

2. Kelch, Krone und Schotenklappen.

In den Kelchblättern wurden bei sämtlichen Arten an Säurefuchsinpräparaten rot gefärbte, winzige Körnchen in den Schließzellen gefunden, die mehr oder weniger reichlich vorhanden waren.

Bei reichlicherem Auftreten dieser Körnchen heben sich die Spaltöffnungen schon bei schwacher Vergrößerung durch ihre rote Inhaltsfärbung vom farbloseren übrigen Gewebe ab. Mit Millonschem Reagens nimmt der Inhalt der Schließzellen eine schwach rosa Färbung an, wenn auch die Reaktion wegen der Kleinheit und relativen Spärlichkeit der Körnchen sehr schwach ist. Die Ursache der Kleinkörnigkeit des Koagulats ist jedenfalls die Zartheit der Membranen, die ein rasches Eindringen des fällenden Alkohols gestattet.

In der Krone wurde wegen des Fehlens normaler Spaltöffnungen keine gleichartige Beobachtung gemacht, ebensowenig in den Klappen von *A. albida, Billardieri* und *A. spec.* Bei A. *alpina* hingegen findet sich Eiweiß sehr reichlich in den Schließzellen der Klappen, und zwar scheint die Menge der Körner mit dem Alter der Klappen zuzunehmen. Hier ist auch die Eiweißreaktion mit Millonschem Reagens sehr deutlich.

G. **Arabisarten, bei welchen weder Idioblasten noch Eiweiss in den Schliesszellen gefunden wurde.**

Arten: 1. *Arabis Turrita* L.
2. „ *Carduchorum* Boiss.

3. *Arabis pumila* Jacq.
4. „ *pendula* L.
5. „ *coerulea* Haenke.

Bei den genannten Arten konnten weder typische Idioblasten noch Eiweiß im Zellsaft der Eiweißzellen beobachtet werden.

Da die Erfahrung lehrt, daß bei vielen Cruciferen die Idioblasten sich erst nach mehrfacher Bemühung finden lassen, so liegt diese Möglichkeit auch hier vor. Es wird daher ein nochmaliges sorgfältiges Prüfen der angeführten Arten nötig sein, bevor ein vollständiges Fehlen der Idioblasten mit Sicherheit zu behaupten ist.

Systematische Folgerungen.

Uebersichtstabelle.

Arabis L.

A. Idioblasten fehlen (?), Eiweiß in den Schließzellen der Spaltöffnungen: *Euarabis* C. A. Mey.

B. Chlorophyllführende, parenchymatische Mesophyll-Idioblasten: *Turritella* C. A. Mey. und *Pseudarabis* C. A. Mey.

C. Chlorophyllfreie, (meist) prosenchymatische Leitbündel- und zwar Phloembeleg-Idioblasten (z. T. mit der Tendenz in die Parenchymscheide hinauszurücken).

   1. Idioblasten durchaus sehr langgestreckt-prosenchymatisch, selbst in feineren Nerven nicht parenchymatisch werdend, ohne deutliche Breitenhypertrophie, mit dem Durchlüftungssystem durch Lücken in der Parenchymscheide in Berührung stehend: *Stenophragma* Čelak.
   2. Idioblasten in schwächeren Nerven kürzer bis fast parenchymatisch werdend, infolge oft starker Breitenhypertrophie nach außen drängend und daher zum Teil in Parenchymscheiden-Idioblasten übergehend
      a. mit dem Durchlüftungssystem nicht in Berührung, Parenchymscheide überall lückenlos: *Turritis* L.
      b. mit dem Durchlüftungssystem durch Lockerung der Parenchymscheide in Berührung: *Cardaminopsis* Boiss.

Bevor ich an die systematische Verwertung der anatomischen Tatsachen schreite, möchte ich einige Worte über den systematischen Wert der einzelnen Idioblastenmerkmale einfügen. Aus dem deskriptiven Teil dieses Abschnittes ist zu ersehen, daß nicht alle an den Idioblasten zu beobachtenden Eigenschaften gleichmäßig behandelt werden. Es wurden nur solche Eigenschaften eingehender berücksichtigt, die von äußeren Lebensbedingungen und Einflüssen unabhängig, also konstante Merkmale sind. Gehen wir die einzelnen Merkmale durch, so läßt sich folgendes sagen:

1. Die Form und Größe der Koagulatkörner in den Eiweißzellen ist, wie Heinricher (I. S. 54) nachgewiesen hat, von der Menge des gespeicherten Proteins und insbesondere von der Schnelligkeit der Alkoholfällung abhängig; also in Alkoholmaterial von der Dicke der Kutikula, der Anzahl der Spaltöffnungen und dem Alter der Organe. Dieselbe Abhängigkeit der Koagulationsform hat Spatzier für Temperatursteigerung als Fällungsmittel konstatiert (I. S. 57).

2. Das Fehlen oder Vorhandensein von Eiweißzellen. Heinricher (S. 23 und 85) vermutete darin noch ein systematisches Merkmal. Da es nun aber Guignard (I. S. 14) gelang, bei allen jenen Pflanzen, bei welchen Heinricher vergeblich nach Eiweißzellen gesucht hat, solche nachzuweisen (*Capsella bursea pastoris, Lepidium sativum, Camelinea sativa, Bunias orientalis*), so ist es klar, daß hier nur Lebens- und Entwicklungsbedingungen im Spiele sein konnten, die durch Verursachung großer Inhaltsarmut das Auffinden der Idioblasten anfangs unmöglich machten. Es bleibt deshalb nichts anderes übrig, als von einer diagnostischen Verwertung dieses Merkmales nur äußerst vorsichtigen Gebrauch zu machen, indem volle Sicherheit über das Fehlen von Idioblasten erst durch mehrmalige Untersuchung derselben Art und durch Bestätigung von Seiten anderer zu erlangen sein wird.

3. Die relative Häufigkeit der Eiweißzellen in denselben Organen verschiedener Arten. Dieser Punkt steht in innigem Zusammenhang mit dem vorhergehenden. Geradeso wie Inhaltsmangel die Auffindung der Idioblasten in einer Pflanze vereiteln kann, so kann Inhaltsarmut dazu führen, daß einzelne Eiweißzellen, denen keine besondere Gestalt gegenüber dem umliegenden Gewebe zukommt, einfach übersehen werden. Es kann demnach Inhaltsarmut zu Täuschungen über die Zahl der Eiweißzellen führen. Gerade in diesem Punkte scheint der Einfluß der Standorts- und Ernährungsverhältnisse von großer Bedeutung zu sein. So fand z. B. Guignard, daß ein auf sumpfigem Boden erwachsenes Exemplar von *Nasturtium amphibium* nur eine geringe Anzahl inhaltsarmer Eiweißzellen im Stengel erkennen ließ, während eine Pflanze derselben Art, die auf einem relativ trockenen Boden zur Entwicklung gelangt war, eine bedeutend größere Anzahl von Idioblasten aufwies, deren Inhalt auch bedeutend reicher war als im ersten Fall (Guignard. I. S. 13).

4. Die Membrandicke der Idioblasten. Die Membran der Eiweißzellen hat keine besondere Struktur, nur zeigt sie sich in vielen Fällen erheblich dicker als in benachbarten Zellen. Es scheint jedoch, daß die Dicke der Membran der Idioblasten von dem Alter der Organe abhängig ist. Bei Phloembeleg-Idioblasten ist dies ganz sicher der Fall. In vollständig ausgebildeten mechanischen Belegen besitzen die Eiweißzellen wie die Belegzellen selbst verdickte Wandungen, während dies in jungen Belegen nicht der Fall ist. Aber auch bei Mesophyll-Idioblasten scheint dieselbe Beziehung zum Alter der Organe stattzuhaben. Wenigstens beobachtete ich bei *Arabis hirsuta,* daß die Zellwand der Idioblasten in alten

Grundblättern nahezu die doppelte Dicke gegenüber derjenigen der Nachbarzellen besitzt. An jungen Blättern hingegen läßt sich eine Verdickung kaum erkennen. Zur Beobachtung gelangende Verschiedenheiten in Bezug auf die Zellwanddicke der Idioblasten können demnach leicht nur durch die Ungleichalterigkeit der untersuchten Organe hervorgerufen sein.

Die genannten vier Merkmale haben demnach für systematische Zwecke gegenwärtig keine Bedeutung. Nach Ausschließung derselben bleiben noch:

1. Die Lokalisation der Idioblasten,
2. der mit dieser innig zusammenhängende Chlorophyllgehalt.
3. die morphologische Ausgestaltung und
4. die relativen und mit einiger Vorsicht auch die absoluten Größenverhältnisse der Eiweißzellen.

Diese Merkmale sind, soweit unsere Kenntnisse reichen, konstant und können daher für systematische Betrachtungen eine geeignete Grundlage bilden. Auf sie wurde auch im deskriptiven Teil das Hauptgewicht gelegt.

Gehen wir nun auf die Gattung *Arabis* näher ein und betrachten zunächst die Sektionen *Euarabis* einerseits und *Pseudarabis* und *Turritella* andererseits in ihrem Verhältnis zueinander. Die Differenz der ersteren von den letzteren kommt in zwei Merkmalen zum Ausdruck, einem positiven: Vorhandensein von Eiweiß im Zellsaft der Schließzellen, und einem negativen: Unauffindbarkeit typischer Idioblasten. Was von letzteren zu halten ist, wurde auf Seite 469 gesagt. Das Vorhandensein größerer Eiweißmengen in den Schließzellen bei *Euarabis* ist aber — auf *Pseudarabis* und *Turritella* übertragen — ebenfalls nur negativ. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch andere Cruciferen, und speziell auch Turritella- oder Pseudarabisarten, gelegentlich Eiweiß in den Schließzellen speichern, so daß diesbezüglich eine Verwischung der Grenzen eintreten würde. An und für sich sind die beiden Differenzpunkte, falls sie weiteren Untersuchungen standhalten, allerdings groß genug, um im Verein mit den vorhandenen, bisher zur Unterscheidung der Sektionen benützten morphologischen Verschiedenheiten eine Spaltung in verschiedene Gattungen zu rechtfertigen. Allein, noch halte ich sie nicht für feststehend. Und wenn man weiter bedenkt, daß *Euarabis*, wie schon der Name sagt, mit *Pseudarabis* und *Turritella* sozusagen den eisernen Bestand der Gattung bildet, der von Abtrennungsbestrebungen im Gegensatz zu den anderen Sektionen vollständig verschont blieb, und da endlich auch der Habitus und die morphologische Übereinstimmung dafür sprechen, daß die eventuell noch nachweisbaren Eiweißzellen Mesophyll-Idioblasten sein dürften, so ist es wohl am besten, die Frage, ob die beiden Gruppen in eigene Gattungen zu stellen sind, noch in suspenso zu lassen.

Im übrigen zerfällt *Arabis*, wie aus der Tabelle auf Seite 468 zu ersehen ist, in zwei Gruppen, von denen die eine (B) durch

Mesophyll-, die andere (C) durch Leitbündel-Idioblasten charakterisiert ist. Nun habe ich schon in der „Vorläufigen Mitteilung“ (Schweidler I, S. 281) dargelegt, daß diese beiden Lokalisationstypen der Idioblasten zusammen mit einem dritten die ganze Familie der Cruciferen durchziehen und sie in drei Gruppen zerlegen, welche den wirklichen Verwandtschaftsverhältnissen, soweit sie heute unzweifelhaft feststehen, in hohem Maße gerecht werden und daher als natürliche Gruppen oder Triben innerhalb der Familie aufzufassen sind. Es sind dies folgende:

1. Exo-Idioblastae: Cruciferen mit ausschließlich im Mesophyll lokalisierten, chlorophyllführenden Idioblasten (hierher: *Turritella, Pseudarabis* und wahrscheinlich *Euarabis*).
2. Endo-Idioblastae: Cruciferen mit an die Leitbündel gebundenen, chlorophyllfreien Eiweißzellen (hierher: *Stenophragma, Cardaminopsis, Turritis)*.
3. Hetero-Idioblastae: Pflanzen mit Mesophyll- und Leitbündel-Idioblasten.

Daraus geht hervor, daß die Gattung *Arabis* L. in dem hier angenommen aber auch anderwärts gebrauchten weitesten Umfang eine außerordentlich unnatürliche und inhomogene Gattung ist, indem in ihr Arten vereinigt erscheinen, die nach dem Obigen sogar verschiedenen Triben oder Unterfamilien angehören, so daß selbst dann, wenn man mit vielen Autoren *Turritis* und *Stenophragma* als selbständige Gattungen betrachtet, noch keine nähere Verwandtschaft mit *Arabis s. str.* besteht. Wir haben hier eine ähnliche Erscheinung wie bei *Erysimum* und *Cheiranthus,* nur in entgegengesetztem Sinne. Die von v. Wettstein (I. S. 282) vollzogene Vereinigung beider Gattungen unter *Erysimum* ist die notwendige Konsequenz der Erkenntnis, daß das Merkmal der Pleurorhizie *(Cheiranthus)* und Notorhizie *(Erysimum)* keine natürliche Scheidung der Formen herbeizuführen imstande ist, vielmehr innerhalb einer und derselben Gattung schwanken kann und bei konsequenter Durchführung die ähnlichsten Formen auseinanderreißt. Eine noch weitergehende Konsequenz derselben Erkenntnis ist die durch Pomel u. a. vollzogene Vereinigung der *Pleurorhizieae* und *Notorhizeae* zu einer einzigen, nach anderen Prinzipien untergeteilten Reihe, der die Bezeichnung *Platylobeae* gegeben wurde (vgl. Solms. I. S. 71). Wie dort das Schwanken der Keimlage in den Samen gewisser Gattungen die Vereinigung ursprünglich getrennter Reihen forderte, so ist in unserem Falle die Erkenntnis, daß die bei *Arabis* zu konstatierende Verschiedenheit der Idioblasten-Lokalisation die ganze Familie beherrscht, ein Beweis für die Inhomogenität der Gattung.

Demnach ist der Umfang der Gattung *Arabis* auf die Sektionen *Turritella, Pseudarabis* und *Euarabis* einzuschränken. Ob die so umgrenzte Gattung bei genauerer Kenntnis der Sektion *Euarabis* nicht noch weiter einzuengen sein wird, ist noch abzuwarten. Die Sektion *Stevenia* Adams. wurde infolge Materialmangels nicht untersucht, doch halte ich sie für exoidioblastisch, also zu *Arabis s. str.* gehörig.

Diese auf Grund der anatomischen Verhältnisse aufgestellte Forderung dürfte wohl kaum auf Widerstand stoßen, da sie in gleichsinnigen Abtrennungsbestrebungen auf Grund rein morphologischer Merkmale eine gewichtige Stütze hat. *Turritis* und *Stenophragma* pendeln fortwährend zwischen Selbständigkeit und Zuteilung zu *Arabis (Stenophragma* auch zu *Sisymbrium)* hin und her. Das ist so bekannt, daß ich es für überflüssig halte, Belege beizubringen. *Cardaminopsis* wurde von Prantl zu *Cardamine* gezogen (I. S. 229 und 230), später jedoch (II. S. 193) wieder mit *Arabis* vereinigt. — Andererseits aber ist der anatomische Befund mit seinen Konsequenzen eine glänzende Rechtfertigung dieser in der Synonymik (vgl. S. 444) sich deutlich aussprechenden Separationsbestrebungen.

Turritis und *Cardaminopsis* sind anatomisch (vgl. die Übersichtstabelle auf S. 468) außerordentlich ähnlich, der Unterschied ist eigentlich nur graduell, und *A. arenosa* bildet eine Art Zwischenglied, das *Turritis* ebenso nahe steht wie den beiden anderen Cardaminopsisarten. Doch ist an eine Vereinigung der beiden Sektionen wohl nicht zu denken; denn erstens sind beide morphologisch wohl charakterisiert — *Turritis* hauptsächlich durch straffen, aufrechten Wuchs, schmal-pfeilförmige, sitzende Stengelblätter, gewölbte, mit starken Mittelnerven versehene Klappen und meist zweireihigen Samen; *Cardaminopsis* durch leierförmig gefiederte Grund-, gestielte Stengelblätter, flache von einem ziemlich schwachen Mittelnerv durchzogenen Klappen und einreihe Samen — und zweitens stimmt *Cardaminopsis* sowohl morphologisch als auch anatomisch sehr gut mit *Cardamine* überein. Vom morphologischen Standpunkt aus läßt sich die Prantlsche Vereinigung mit *Cardamine* (s. S. 444) heranziehen, anatomisch konnte ich konstatieren, daß *Cardamine resedifolia* L. ebenfalls Phloembeleg-Idioblasten besitzt mit ähnlicher Lokalisation und Ausbildung wie bei den Cardaminopsisarten. Wieweit diese Übereinstimmung geht, wird allerdings erst durch eine genauere Prüfung festgestellt werden müssen. Daher halte ich *Turritis* für eine selbständige Gattung, während die Cardaminopsisarten am besten zu *Cardamine* zu stellen sind, etwa als besondere Sektion:

Arabidopsis.

1. *Cardamine Halleri* Prantl. = *Arabis* L.
2. „ *ovirensis* (Wulf.) = *Nasturtium o.* Andrz.
3. „ *arenosa* Roth. = *Arabis a.* Scop.

Turritis.

1. *T. glabra* L. = *Arabis gl.* Weinm.
2. *T. falcata* Turcz. = *Arabis Turczaninowii* Ledeb.
3. *T. stricta* R. Grah. = *Arabis Drummondii* A. Gray.

Stenophragma Thalianum Čelak. *(Sisymbrium Th.* Gaud., *Arabis Thaliana* L.) ist anatomisch von den eben genannten Arten wesentlich verschieden. Ich halte diese Sektion daher ebenfalls für eine gute Gattung, im Gegensatz zu Bayer (I. S. 144), welcher auf Grund der Ausbildung der Saftdrüsen zur entgegengesetzten Meinung gelangte.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf eine interessante Bemerkung Bayers hinweisen. Er findet nämlich bei seinem „*Arabideae*“, besonders aber in der Gattung *Arabis* selbst, eine große Variabilität der Saftdrüsen.[1]) Sollte diese nicht in der Inhomogenität der Gattung ihre Erklärung finden? Eine genauere Vergleichung der hier vorliegenden Ergebnisse mit den Studien Velenovskýs über die Saftdrüsen der Cruciferen, könnte interessante Aufschlüsse geben, doch leider war mir die Arbeit (Velenowský I) bisher nicht zugänglich.

Unter welchen Cruciferen haben wir nun die nächsten Verwandten der hier behandelten Pflanzengruppen zu suchen? Diese Frage ist für die weiteren Untersuchungen insofern von Bedeutung, als in der Folge von der Gattung *Arabis* gleichsam als Basis aus weitergearbeitet und von hier aus den mutmaßlichen Verwandtschaftsbeziehungungen nachgegangen werden soll.

Die nahe Beziehung der Cardaminopsisarten zu *Cardamine* ist bereits erwähnt worden. In zweiter Linie kommen hier wahrscheinlich *Nasturtium* und *Barbarea* in Betracht, zwei gleichfalls endo-idioblastische Gattungen, durch die Form der Blätter *Cardamine* sehr nahestehend. *Turritis* ähnelt habituell (von der Schotenform und der Wurzellage muß ganz abgesehen werden) sehr dem Leindotter (*Camelina sativa* Crantz). Wieweit die anatomische Übereinstimmung dieser ebenfalls endo-idioblastischen Gattung geht, wird erst festzustellen sein. — *Stenophragma* wird von manchen in die Nähe von *Sisymbrium (S. Thalianum* Gaud.) gerückt, mit welcher es auch die Leitbündel-Idioblasten gemein hat. Hier dürfen wir demnach ähnliche Ausbildung der Idioblasten erwarten.

Da die *Arabideae* Leitbündel-Idioblasten besitzen (vergl. Schweidler I. S. 283), so ist unter ihnen für die exo-idioblastische Gattung *Arabis* in dem oben besprochenen engeren Sinne kein Platz, ein merkwürdiges Ergebnis insofern, als gerade die hierhergehörigen Sektionen bisher die integrierenden Bestandteile der Gattung bildeten und der ganzen Tribus den Namen gegeben haben. Es ist dies gewiß bezeichnend für die systematische Ohnmacht der rein morphologischen Merkmale in der Familie der Cruciferen und es ist zu erwarten, daß vielleicht noch manche andere Gattung sich bei genauerer Prüfung als ebenso inhomogen erweisen wird.

Die nächsten Verwandten der Gattung *Arabis s. str.* wird man unter den exo-idioblastischen Alyssineen zu suchen haben, und zwar kommt vor allem die Gattung *Draba* L. in Betracht, mit welcher *Arabis* zahlreiche Berührungspunkte besitzt. Zunächst deutet schon der Name der Arabissektion *Drabopsis* Gris (*Pseudarabis* z. T.) eine solche Beziehung an. Die hierher gehörige und bereits untersuchte (s. S. 456) *A. Scopoliana* Boiss. ist mit *Draba ciliata* Scop. identisch und *A. digenea* Fritsch ein Bastard zwischen dieser und *A. procurrens* W. et K. Ferner gibt es auch zahlreiche Draben, die ohne Früchte genau so aussehen wie kleine Arabisarten, z. B. *D. muralis* L., *nemoralis* Ehrh., *incana* L. Endlich aber besitzt u. a. *Draba incana* L., wie ich konstatieren konnte, dieselben nur wenig von den umgebenden Assimilationszellen verschiedene Mesophyll-Idioblasten wie *Pseudarabis* und *Turritella.*

---

[1]) Bayer. I. S. 141 und 142.

In der Folge soll mein Streben einerseits darauf gerichtet sein, die noch zahlreich vorhandenen Lücken in unserer Kenntnis von den Idioblasten der Gattung *Arabis* auszufüllen, und insbesondere die Stellung einiger kritischer Arten wie *A. petraea* Lam., *pendula* Lach., *turrita* L., *brassicaeformis* Walb. festzustellen, andererseits aber den vermutlichen Verwandtschaftsverhältnissen der einzelnen Glieder der ursprünglichen Gesamtgattung *Arabis* in den oben angedeuteten Richtungen nachzugehen und von dieser Basis aus immer weitergreifend allmählich die ganze Familie zu bearbeiten.

Zu einem derartigen Vorhaben bedarf es aber eines bedeutenden Pflanzenmaterials, das in einer kleinen Provinzstadt natürlich nur schwer zu beschaffen ist. Im Interesse einer möglichst weitgehenden Vollständigkeit stelle ich daher an die P. T. Herrn Botaniker die Bitte, meine Arbeit durch Zusendung von Cruciferenmaterial freundlichst zu unterstützen, wobei ich insbesondere um Berücksichtigung kritischer — und da einheimische Gattungen immerhin leichter erhältlich sind — exotischer Gattungen und Arten bitte. Durch Pachtung eines kleinen Gartenstückchens bin ich in der Lage, die Pflanzen auch aus Samen zu ziehen. Die löblichen Direktionen der botanischen Gärten würden mich daher durch freundliche Übersendung ihrer Samenkataloge nach der Samenernte zu großem Danke verpflichten. Aber auch für Alkoholmaterial oder im Notfalle für gepreßte Pflanzen oder Pflanzenteile (der Mikroskopiker braucht ja nicht viel), insbesondere Blätter und Blüten, wäre ich sehr dankbar.

Adresse: J. H. Schweidler, k. k. Gymnasialprofessor in Lundenburg, Mähren-Österreich.

Lundenburg, im März 1910.

Literatur.

1. Bayer, A., I. Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. (Beihefte z. Bot. Centralbl. XVIII. 1905. S. 119—180.)
2. Greene, J. R., I. Die Enzyme. Deutsch von W. Windisch. Berlin 1901.
3. Guignard, L., I. Recherches sur la localisation des principes actifs des *Crucifères.* (Journal de Botanique. T. IV. 1890. S. 385, 412 u. 435).
   II. Sur la localisation des principes actifs dans la graine des *Crucifères.* (Comptes rendus de l'Acad. de Sc. T. 111. 1890. S. 249.)

4. Heinricher, E., I. Über Eiweißstoffe führende Idioblasten bei einigen Cruciferen (Vorläufige Mitteilung). (Berichte d. Deutschen Bot. Ges. Bd. II. 1884. S. 463.)

II. Die Eiweißschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente in der Rhoeadinenreihe. (Mitteilungen aus d. Bot. Institut Graz. 1886. S. 1—92.)

III. Histologische Differenzierungen der Oberhaut. (Mitteil. d. naturw. Ver. Steiermark. 1887. S. 24.)

5. Pomel, A., I. Matériaux pour la flore atlantique. Oran 1860. (Zitiert nach Solms-Laubach, Cruciferen-Studien. III. S. 71.)

6. Prantl, K., I. Exkursionsflora für das Königreich Bayern. Stuttgart 1884. *Cruciferae:* S. 217—242.

II. *Cruciferae* in A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil III. 1. Hälfte. Abt. II. S. 145—206.

7. Schweidler, J. H., I. Die Systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen nebst Beiträgen zu ihrer anatomisch-physiologischen Kenntnis (Vorläufige Mitteilung). (Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. XXIII. 1905. S. 274—285.)

8. Solereder, H., I. Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899.

9. Solms-Laubach, H. Graf zu, I. Cruciferen-Studien. III. *Rapistrella ramosissima* Pomel und die Beziehungen der *Rapistreae* und *Brassiceae* zueinander. (Botan. Zeitung. 1903. S. 59.)

10. Spatzier, W., I. Über das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXV. 1893.)

11. v. Wettstein, R., I. Die Gattungen *Erysimum* und *Cheiranthus.* (Österr. Botan. Zeitschrift. 1889. S. 243, 281 u. 327.)

12. Velenovský, I. O medových žlázkách rostlin křižatých [Über die Honigdrüsen der Cruciferen.] (Sitzungsber. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1883.)

Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter.

Von

Wilhelm Schmidt, Altona.

Die Pflanzen vermögen ebenso wie die Tiere Bewegungen auszuführen; doch sind diese, wenn wir von den niederen Formen absehen, meistens voneinander verschieden. Während das Tier selbsttätig einen Ortswechsel vorzunehmen vermag, muß die Pflanze ihr ganzes Leben hindurch an ein und demselben Orte vegetieren, da sie durch das Wurzelsystem fest im Boden verankert ist. Jedoch können ihre einzelnen Organe, seien es Blätter, Stengel oder Wurzel, deutlich sichtbare Bewegungen ausführen. So sehen wir den Gipfeltrieb von Schlingpflanzen in einer Schraubenlinie um die Stütze herumwachsen oder ein Blatt seine Lage zum Licht verändern u. s. w. Wie Haberlandt[1]) ausführt, sind in den meisten Fällen diese Bewegungserscheinungen „Lebensäußerungen der betreffenden Pflanzenteile, d. h. ihre Ausführung wird durch Kräfte bewirkt, deren Erzeugung mit dem Kraft- und Stoffwechsel der lebenden Protoplasten verknüpft ist. Äußere Einflüsse haben dabei bloß die Bedeutung von auslösenden Reizen und sind dabei häufig für die Bewegungsrichtung maßgebend.“ Andererseits gibt es Fälle, bei denen sich die Bewegungen mehr oder minder vollständig auf rein physikalische Vorgänge zurückführen lassen. Zu letzteren gehören der Hauptsache nach, soweit bis jetzt bekannt ist, die Einrollungseinrichtungen bei Laubblättern, wie sie als Schutz gegen Austrocknung bei vielen Pflanzenarten vorkommen. Gerade aber hier sind die Verhältnisse in Bezug auf die spezielleren Ursachen noch keineswegs geklärt. Mit Rücksicht auf das soeben erwähnte Beispiel stellte ich mir die Aufgabe, eine besondere Gruppe von Pflanzen, bei denen sich diese Einrollungseinrichtungen auffällig geltend machen, nämlich bei den Farnen, einer näheren Untersuchung zu unterziehen. Im Besonderen kam es mir darauf an, zu ermitteln, ob sich diese Bewegungserscheinungen mit Hilfe einer Theorie von Steinbrinck, der sog. „Kohäsionstheorie“, erklären lassen. Gleichzeitig sollte dabei der anatomische Bau des Blattes einer Prüfung unterzogen werden.

---

[1]) Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904, p. 482.

Das Zustandekommen einer Bewegung durch Krümmung von Pflanzenteilen hat das Vorhandensein zweier antagonistisch wirkender Seiten zur notwendigen Voraussetzung. So kann z. B. durch Turgorunterschiede in einem Gewebe solche Krümmung hervorgerufen werden. Als rein physikalische Bewegungsursachen, bei denen also das lebende Protoplasma nicht beteiligt ist, kommen im Pflanzenreiche vor allem hygroskopische und Kohäsionsmechanismen in Betracht. Da beide in ihrer Wirkungsweise einen beträchtlichen Unterschied zeigen, wird es sich empfehlen, zunächst an beiden Vorgängen das Prinzipielle festzustellen.

Bewegungen infolge von hygroskopischen Mechanismen beruhen auf Zustandsänderungen von Zellmembranen. Letztere sind im frischen Zustande mit Wasser imbibiert, so daß beim Austrocknen eine Volumenverminderung oder Schrumpfung derselben eintritt. Bei Wasserzufuhr tritt dann die umgekehrte Erscheinung zutage: eine Einlagerung von Wasserteilchen in die Membran oder Quellung. Da die Energie, mit der die Krümmungen geschehen, um so größer ist, je dicker die Zellwände sind, so findet man häufig in sich krümmenden Pflanzenteilen zur Überwindung der auftretenden Widerstände starke Zellwandverdickungen. Durch Unterschiede in der Intensität der Quellung ist dann oft der zur Bewegung nötige Antagonismus gegeben. Andererseits besitzt meistens die Zellwandsubstanz die Fähigkeit, nach verschiedenen Richtungen hin verschieden stark zu quellen. Diese Eigenschaft beruht auf der Gestalt und Anordnung der Micellen, die ihrerseits aus der Schichtung, Orientierung der Tüpfel und dem optischen Verhalten erschlossen werden kann. Beispielsweise liegen die spaltenförmigen Tüpfel derart in Membranen, daß senkrecht zu ihrer Längsrichtung die Schrumpfung bezw. Quellung am größten ist. Membranen, die Quellungsdifferenzen aufweisen, sind außerdem doppeltbrechend. Im polarisierten Lichte zeigt sich, daß die kleinste optische Achse des Elastizitätsellipsoids in die Richtung der stärksten Quellung fällt. Stehen also in verschiedenen Membranen die Achsen stärkster Quellung senkrecht aufeinander, so muß es infolge dieses Antagonismus beim Eintrocknen zu Bewegungserscheinungen kommen.

Bewegungsvorgänge, die auf rein hygroskopischer Ursache beruhen, gibt es im Pflanzenreiche viele; meistens stehen sie im Zusammenhange mit dem Öffnen der Samenkapseln und bezwecken das Ausstreuen der Samen und Sporen. Als eines von vielen Beispielen sei das Öffnen der Samenkapseln von *Mesembryanthemum* genannt. Auf hygroskopischen Mechanismen beruht ebenfalls das Krümmen der Peristomzähne an den Laubmooskapseln, die bei trockenem Wetter eine Aussaat der Sporen ermöglichen, bei Regen dagegen verhindern.

Nicht ganz so klar liegen die Verhältnisse bei dem Einrollungsmechanismus von Blättern, namentlich von den Dünengräsern *Elymus, Psamma* und *Triticum*. Hier sind die Vorgänge ziemlich kompliziert, und es haben sich die Anschauungen im Laufe der Zeit seit der Untersuchung von Tschirch[1]) im Jahre 1882 geändert. Die Blätter der genannten Dünengräser sind bei feuchtem Wetter flach ausgebreitet; bei Trockenheit rollen sie sich derart ein, daß die spaltöffnungslose Unterseite nach außen gekehrt ist, und somit die Oberseite mit dem Assimilationsgewebe von der Berührung mit der trockenen Außenluft abgeschlossen wird.

Tschirch bemühte sich, eine kausale Erklärung für die Einrollung zu erlangen und kam schließlich zu dem ihn selbst allerdings nicht völlig befriedigenden Resultat, daß es sich dabei um hygroskopische Erscheinungen handele. Im engeren Sinne verlegte er die Ursache der Bewegung in eine subepidermale, ziemlich mächtige Bastzellschicht, die sich unterhalb der Epidermis der Blattunterseite entlang zieht. Innerhalb dieser Schicht wies er bei den einzelnen Zellen Quellungsunterschiede derart nach, daß die der Blattoberseite zugekehrten stärker, die der Unterseite benachbarten weniger stark zu quellen vermöchten. In chemischer Beziehung konstatierte er den Unterschied, daß erstere aus reinerer Zellulose bestünden, letztere dagegen auch Verholzungsreaktion zeigten. Nach seiner Erklärung fällt dem zartwandigen Gewebe keine aktive Rolle zu. In seiner Arbeit gibt er, wie gesagt, selbst zu, noch nicht zu befriedigenden Resultaten gelangt zu sein, was erst durch Steinbrinck[2]) späterhin erfolgte.

Wojinowić[3]), der den Einrollungsmechanismus bei *Selaginella lepidophylla* studierte, kam auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die beobachtete Bewegung auf hygroskopische Mechanismen zurückzuführen sei.

Mit Einrollungsbewegungen von Moosblättern beschäftigte sich Firtsch[4]); er untersuchte speziell die Gattung *Polytrichum*. Die Blätter dieses Mooses rollen sich beim Wasserverluste in ähnlicher Weise ein wie die oben erwähnten Grasblätter. Gleichzeitig mit dem Einrollen geschieht ein Aufrichten der zarten Blätter an das Stämmchen. Beide Bewegungserscheinungen führt Firtsch auf hygroskopische Mechanismen zurück. Die Einrollung und das Aufrichten soll dadurch geschehen, daß von zwei im Blattnerven vorhandenen Bastlagen die innere ein stärkeres Quellungsvermögen als die äußere besitzt. Auch diese Erklärung hat sich nach den neuesten Untersuchungen als nicht ganz einwandfrei herausgestellt.

In noch höherem Maße gilt dies für alle Versuche, das Öffnen der Antheren und Farnsporangien auf hygroskopische Vorgänge zurückzuführen. Das Studium dieser Erscheinungen ward zum Ausgangspunkte für die schon erwähnte Kohäsionstheorie, auf die ich jetzt näher eingehen möchte.

---

[1]) Tschirch, Beiträge zur Anatomie und zum Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. (Pringsh. Jahrbücher. XIII. p. 544—568.)

[2]) Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einigen Dünengräsern. (Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 26a. 1908. Heft 6.) — Derselbe, Über den Kohäsionsmechanismus von Polytrichum-Blättern. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 27. 1909. Heft 4.)

[3]) Wojinowić, Beiträge zur Morphologie, Anatomie und Biologie der *Selaginella lepidophylla* Spring. (Dissertation. Breslau 1890.)

[4]) Firtsch, Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von *Polytrichum juniperinum*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 1. 1883. p. 89—93.)

Diese Theorie wurde Ende der 90er Jahre des vorigen Jahrhunderts von Kamerling, Schrodt und Steinbrinck aufgestellt und ist im weiteren Verlaufe von Steinbrinck auch theoretisch weiter ausgebaut und durch zahlreiche Beispiele bestätigt worden. In der Literatur hat diese neue Theorie manchen Kampf bestehen müssen, und sie besitzt auch heute noch Gegner. Besonders in Bezug auf die Öffnungsvorgänge bei Antheren und Farnsporangien war ein heißer Streit entbrannt.

Während bei den hygroskopischen Bewegungserscheinungen es sich hauptsächlich um die Zellmembran selbst handelt, spielt bei den Kohäsionsmechanismen der im Zellumen vorhandene Zellsaft die Hauptrolle. Der Vorgang des Kohäsionsmechanismus ist im wesentlichen folgender, wie er zunächst an einer einzelnen Zelle beschrieben werden soll.

Denken wir uns eine solche im turgeszenten Zustande, so sind die Wände durch den Turgor straff gespannt und schwach nach außen gekrümmt. Tritt nun ein allmähliches Verdunsten des Zellwassers ein, so wird das Volumen des Zellsaftes abnehmen; der Turgor sinkt, und infolgedessen verlieren auch die Zellwände ihre Spannung, d. h. sie werden schlaff. Geht die Verdunstung weiter vor sich, so müßte bei fortschreitender Volumenverminderung des flüssigen Zellinhalts sich dieser schließlich von der Zellwand ablösen oder in einzelne Stücke zerreißen, wenn die Zellwände die Form und somit auch die Größe des von ihnen umgebenen Raumes bewahrten.

Tatsächlich ist aber die Kohäsion der Wasserteilchen untereinander und die Adhäsion an den benachbarten Zellwänden außerordentlich groß und kann selbst Kraftäußerungen von mehreren Atmosphären entfalten, wie rein physikalisch nachgewiesen ist. Daher wird auch beim Schwinden des Füllwassers aus unserer Zelle dieses sich nicht von der Wand ablösen, sondern die an ihm adhärierenden Zellwände unter Faltung hinter sich her in das Zelllumen hineinziehen. Das geschieht, wenn der Widerstand der Wand nicht groß genug ist, um die Anziehung der Flüssigkeitsteilchen unter sich und zur Wand zu überwinden, ein Fall, der in Anbetracht der soeben erwähnten Kräfteäußerungen selbst für sehr starke Wände mit Schwierigkeiten verbunden ist. Bei weiterem Verdunsten wird schließlich die Zellwand in einen derartigen Spannungszustand geraten, daß ein weiteres Einsaugen nicht mehr möglich ist; es muß dann zu einem gegebenen Augenblick die Kohäsion überwunden werden, und sich das Wasser von der Zellwand ablösen. Dabei können die hineingezogenen Wände ihre deformierte Stellung behalten, so daß sie beim völligen Verluste des flüssigen Zellinhaltes immer noch in das Lumen hineingebogen sind und jetzt ihre konkave Seite nach außen kehren, oder aber es kann die Wand infolge der in ihr vorhandenen Elastizität in ihre ursprüngliche Lage zurückschnellen; in diesem Falle wird also die eingetretene Faltung rückgängig gemacht.

Die Kohäsionswirkung des schwindenden Füllwassers ist von Kamerling mit dem Namen „Kohäsionsmechanismus“[1]) belegt worden. Es wird sich dieser Kohäsionsmechanismus um so mehr geltend machen, je dünner die Zellwände sind. Es ist klar, daß bei einer Zellhülle, die aus zarten und dicken, ausgesteiften Wandpartien besteht, namentlich die dünnen Wandpartien dem Kohäsionszuge des schwindenden Füllwassers Folge leisten werden, während die dickeren nur in geringerem Maße der Deformation unterliegen. Solche ungleich verdickten Zellen spielen beim sog. Annulus der Farnsporangien eine Rolle, bei dem sich bekanntlich die Kohäsionswirkung des schwindenden Zellsaftes gut beobachten läßt. Auch ist der Farnannulus ein Beispiel dafür, daß die durch die Kohäsionswirkung in das Lumen hineingezogenen Wände nicht in ihrer Lage beharren, sondern elastisch in ihre ursprüngliche Lage zurückschnellen, wenn das verdunstende Wasser von der Wand abreißt. Mithin zeigen die Zellen des Annulus nach dem Austrocknen kein wesentlich anderes Aussehen als zu der Zeit, da sie noch alle mit Wasser gefüllt waren. Im allgemeinen kommt jedoch das Zurückschnellen der hineingezogenen Wände nur selten vor, meistens werden sie in ihrer deformierten Stellung beharren, wie sie durch die Kohäsionswirkung hervorgerufen worden ist; besonders dürfte dies für alle nicht verdickten Zellen gelten.

Dieselbe Wirkung des schwindenden Füllwassers, die sich in einer isoliert gedachten Zelle äußert, vollzieht sich auch in einem Gewebekomplex, der aus einer Vielheit von Zellen besteht. Wenn man daher Schnitte durch Blätter oder Blattstiele macht, die eingetrocknet sind, so wird man die Zellwände mehr oder weniger gefaltet und verbogen finden. Denn beim Verdunsten des Wassers ist in jeder einzelnen Zelle die Kohäsionswirkung zur Geltung gekommen und hat dabei die Deformationen der Zellwände verursacht. Ein Ausdruck dafür ist ja die bekannte Tatsache, daß vertrocknete Pflanzenteile ein wesentlich geringeres Volumen besitzen als frische. Einen derartigen Zustand, der durch den Kohäsionszug unter Deformation der Zellwände entstanden ist, bezeichnet Steinbrinck als geschrumpfelt, den Vorgang selbst als „Schrumpfelung“[2]); er stellt sie Volumenverringerungen gegenüber, die auf Wasserverlust und Kontraktionen von Zellmembranen beruhen, die er „Schrumpfung“ nennt. In diesem Sinne werde ich diese Ausdrücke auch gebrauchen.

Setzt man zu einem geschrumpfelten, völlig trockenen Gewebe, z. B. einem Querschnitt eines trockenen Blattes, Wasser hinzu, so wird man in den meisten Fällen beobachten, daß das Wasser allmählich in die Zellen eindringt und die Falten der Wände wieder glättet. Gleichzeitig wird eine Volumenzunahme aller Zellen eintreten, so daß schließlich das Gewebe annähernd wieder das Aussehen des turgeszenten, lebenden Blattes hat. Die Falten sind völlig verschwunden, und alle Zellen haben wieder ihre ursprüngliche Form angenommen. Als Betriebskraft bei der Saugung spielt die Elastizität der verbogenen Zellwände im Zusammenhang mit der Kohäsion des Wassers die Hauptrolle, wie es Steinbrinck[1]) im einzelnen darlegt. Den Vorgang selbst bezeichnet er als „elastische Schwellung" im Gegensatze zur „Quellung" mit Wasser imbibierter Membranen.

---

[1]) Kamerling, Z., Der Bewegungsmechanismus der Laubmooselateren. (Flora. 1898. p. 158.)

[2]) Steinbrinck, C., Über Auftreten und Wirkungen negativer Flüssigkeitsdrucke in Pflanzenzellen. (Physikal. Zeitschrift. 1900—01. p. 493 u. f.) Derselbe, Über Schrumpfelungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. (Biol. Centralbl. 1906. No. 20 u. 21.)

Nach dem bisher Ausgeführten sind Schrumpfelung sowohl wie elastische Schwellung zwei nicht zu unterschätzende Kraftquellen; es erscheint daher nicht ausgeschlossen, daß sie, abgesehen von den schon genannten Beispielen, häufiger für die Bewegungserscheinungen nutzbar gemacht werden, wie es bereits von Steinbrinck in einzelnen Fällen nachgewiesen worden ist.

Ein Pflanzengewebe, das nur aus gleichmäßig gebauten Zellen besteht, wird infolge des Kohäsionszuges eine gleichmäßige Kontraktion erleiden. Anders gestalten sich jedoch die Verhältnisse, wenn in einem Gewebe nicht alle Zellen sich gleichartig verhalten, sondern Gewebselemente verschiedener Festigkeit vorhanden sind. Beim Wasserverluste wird sich naturgemäß in dünnwandigen Zellen der Kohäsionszug kräftig wirksam zeigen, dagegen dickwandige Zellen der Einfaltung einen großen Widerstand leisten. Somit tritt zwischen beiden Gewebselementen ein Antagonismus zutage, der genau wie bei Schrumpfungsvorgängen eine Bewegung zur Folge haben wird. Wie wir später noch zeigen werden, ist es aber gar nicht nötig, daß eine verschiedene Festigkeit[2]) in der Form verschieden starker Wandverdickung den Grad der Kohäsionsfähigkeit sichtbar beeinflußt. Vielmehr wird ein Antagonismus bei gleicher Schrumpfelungsfähigkeit auch dann zustandekommen, wenn die Richtung der maximalen Schrumpfelung in beiden Gewebekomplexen verschieden ist, ähnlich wie es schon für die Quellung bekannt ist. Für diesen letzten Fall werde ich später noch ausführliche Belege bringen. Als Beispiel eines Gewebes mit Elementen verschiedener Festigkeit seien die schon früher erwähnten Dünengräser genannt, deren Einrollung Steinbrinck folgendermaßen erklärt:[3]) Das dünnwandige, chlorophyllführende Gewebe unterliegt beim Wasserverlust einer stärkeren Schrumpfelung als die dickwandigen Zellen des subepidermalen Bastbeleges, die erheblichen Widerstand bieten; folglich muß eine Einrollung in dem Sinne erfolgen, daß die Oberseite eine konkave Gestalt annimmt. Nach den neuesten Untersuchungen Steinbrincks gehören die Einrollungseinrichtungen bei den Polytrichumblättern[1]) ebenfalls zu den Kohäsionsmechanismen. Diese Blätter bieten noch insofern besonderes Interesse, als sie zeigen, daß selbst die einschichtigen Zellagen des seitlichen Blattrandes durch den Kohäsionszug zu Krümmungen veranlaßt werden können.

---

[1]) l. c.

[2]) Es sei nicht unerwähnt, daß nach Steinbrinck auch in der einzelnen Zelle bestimmt gerichtete Kohäsionsbewegungen vorhanden sein können, ohne daß, wie beim Annulus, äußerlich Differenzen in der Dicke der Zellwände hervortreten. So nimmt er in seiner Arbeit für die Einrollung der Blätter des Mooses *Rhynchostegium murale* an (cf. Seite 3, Zitat), daß durch Verschiedenheiten in der inneren Struktur die Festigkeit der einzelnen Zellwände bedingt wird.

[3]) Cf. Zitat S. 3.

Nach diesen Ergebnissen schien es sehr wahrscheinlich, daß noch manche Bewegungen von Pflanzenorganen durch die Kohäsionstheorie zu erklären sind, und darum habe ich bei meinen speziellen Untersuchungen an mehr oder weniger ausgesprochen xerophilen Farnen eine Prüfung der Anwendbarkeit dieser Theorie in den Vordergrund gestellt. Der weitere Verlauf der Untersuchungen bestätigte die Richtigkeit meiner Annahme.

I. Die Steinbrincksche Methode zum Nachweis von Kohäsionsmechanismen und ihre Anwendung bei Farnen.

Um den Nachweis zu erbringen, daß es sich in einem speziellen Falle um Vorgänge in obigem Sinne handelt, kommt es darauf an, durch besondere Versuchsanordnung eine Störung des regulären Kohäsionsverlaufes herbeizuführen. Unterbleibt alsdann eine Bewegung unter Bedingungen, die hygroskopische Quellungserscheinungen noch zulassen, so ist damit der Beweis für die Wirksamkeit des erstgenannten Faktors erbracht.

Wie Steinbrinck[2]) näher ausführt, stehen uns zur Erreichung dieses Zieles mehrere Wege zur Verfügung, die wir nunmehr an einigen Farnbeispielen näher prüfen wollen.

Die erste Methode beruht auf dem Verhalten sehr dünner Querschnitte. Fertigt man zum Zwecke mikroskopischer Untersuchungen Querschnitte von einem Blatte an, das sich einzurollen befähigt ist, so werden auch sie sich krümmen, da in ihnen die meisten Zellen intakt geblieben sind und sich somit der Kohäsionszug geltend machen kann. Ganz dünne Schnitte, bei denen alle Zellen durch das Messer geöffnet sind, verhalten sich jedoch anders. Findet nämlich jetzt in ihnen Verdunstung statt, so wird mit einer Verkleinerung des Flüssigkeitstropfens im Innern der Zelle ein entsprechendes Quantum Luft hineindringen können, ohne daß an der äußeren Struktur eine wesentliche Änderung der Zellform eintritt. Dies würde auch dann noch gelten, wenn die Verdunstung bis zur Lufttrockenheit des Präparats fortgeschritten ist. Dementsprechend müßte dann auch eine Krümmung des Schnittes ausbleiben, obgleich mit der Lufttrockenheit die Bedingungen für einen intensiven Schrumpfungsprozeß der Membranen gegeben wären.

---

[1]) Cf. p. 478.

[2]) Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus. p. 405 u. f.

Da es häufig schwierig ist, solche ganz dünnen Schnitte herzustellen, so kann man sich selbst mit etwas dickeren Schnitten begnügen, sofern die Zahl der intakt gebliebenen Zellen nicht zu groß ist. Hierbei ist zwar ein völliger Ausschluß der Kohäsionswirkung nicht erzielt; doch ist sie immerhin so sehr abgeschwächt, daß nur geringfügige Krümmungen geschehen können.

Ich wende mich nun der Beschreibung der nach dieser Methode ausgeführten Versuche an meinen Farnen zu.

Als erstes Beispiel diene *Ceterach officinarum.* Zur vorläufigen Orientierung mag es genügen — eine genauere morphologische und anatomische Beschreibung bringe ich später —, daß sich die ziemlich dicken Fiedern dieser Pflanze bei Wasserverlust derart einrollen, daß die Oberseite zur Konkavseite wird, sodaß die mit Spreuschuppen bedeckte Unterseite im eingetrockneten Zustande allein sichtbar ist. Die Einrollung selbst erfolgt hauptsächlich in der Querrichtung zur Fiederachse, seltener allseitig muschelförmig. Ich benutzte ausschließlich Herbarmaterial, das durch Kochen aufgeweicht wurde.

Meine Untersuchung begann damit, daß ich mich von der Reaktionsfähigkeit des Materials schlechthin überzeugte. Es zeigte sich, daß aufgeweichte Fiedern in unverletztem Zustande, auf dem Fließpapier dem Austrocknen überlassen, innerhalb kurzer Zeit sich einrollten. Genau so verhielten sich ca. 1 mm breite durchweichte Fiederquerschnitte. Beim Benetzen mit Wasser ging die Krümmung zurück. Ließ ich jedoch die Dicke der Schnitte abnehmen, so fand ich, daß auch die Einrollung geringer wurde.

Zu einer völligen Unbeweglichkeit kam es allerdings selbst bei den dünnsten Schnitten, die ich überhaupt herstellen konnte, niemals. Die auftretenden Bewegungen durften aber nicht direkt als Einrollungsbewegungen aufgefaßt werden; sie riefen nur unregelmäßige Drehungen bezw. Torsionen an dem Schnitt hervor.[1]) Offenbar sind diese durch geringfügige Schrumpfungen, wie sie sich an jedem Präparat mehr oder minder bemerkbar machen müssen, zustande gekommen, die jedoch der Anwendbarkeit der Steinbrinckschen Theorie nicht widersprechen dürften.

Außer mit *Ceterach* habe ich noch eine Reihe von Versuchen ausgeführt mit *Polypodium vulgare, Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria.*

Die Fiedern eines Blattes von *Polypodium vulgare* rollen sich beim Wasserverlust an der Luft derart ein, daß die Unterseite konvex gekrümmt wird und die Einrollungsrichtung mit der Längsachse der Fieder zusammenfällt. Dickere Fiederlängsschnitte krümmen sich deutlich, und zwar im Sinne der ganzen Fieder. Ganz dünne Schnitte dagegen lassen keine ausgesprochene Einrollungsrichtung erkennen, sondern ziehen sich unregelmäßig zusammen und drehen sich zum Teil aus der Ebene heraus. Zerlegt man übrigens die Fieder in der Querrichtung in mehrere Millimeter breite Streifen, so rollen sich diese in der Richtung ihrer kurzen Achse, also wieder gleichsinnig mit der intakten Fieder, ein. Häufig kann man dabei die Beobachtung machen, daß gleichzeitig eine geringe Spiraldrehung erfolgt, die offenbar auf den Widerstand zurückzuführen ist, den die diagonal verlaufenden Seitennerven erster Ordnung den Krümmungsbewegungen entgegenstellen. Krümmungsbestrebungen in der Querrichtung der unverletzten Fieder traten an diesen Streifenpräparaten nicht deutlich hervor.

---

[1]) Besonders hervorheben möchte ich jedoch noch, daß in diesem Falle die Objekte nicht an der Unterlage festgeklebt waren und dadurch eine Krümmung verhindert worden wäre, ein Umstand, der stets besonders berücksichtigt werden muß.

Bei *Asplenium trichomanes* rollen sich die gegenständigen Fiederblättchen an der Luft so ein, daß die Unterseite die konkave Seite im Krümmungszustande bildet. Von lebenden Fiedern hergestellte Querschnitte krümmen sich im richtigen Sinne. Sehr dünne Schnitte ziehen sich ganz unregelmäßig zusammen.

Asplenium ruta muraria zeigt beim Eintrocknen die Hauptkrümmung in der Längsachse der Fieder, doch verläuft sie in entgegengesetzter Richtung wie bei *Polypodium vulgare,* da die untere Seite der Fieder bei der Einrollung zur konkaven wird. An der Stelle, wo die Spreite allmählich in den Blattstiel übergeht, tritt eine weitere Krümmung in der Fiederquerrichtung auf; es sind dort die Seitenränder der Fieder nach oben gebogen, so daß der betreffende basale Teil der Oberfläche eine konkave Form annimmt. Jedoch ist die erstgenannte Einrollungsrichtung die bei weitem überwiegende und auffälligere. Auch bei diesem Farn erfolgt beim Trocknen an der Luft an dickeren Längsschnitten eine Krümmung im richtigen Sinne, während sie an dünnen unterbleibt.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Versuche kurz zusammen, so ergibt sich, daß dicke Schnitte sich krümmender Fiedern sich genau wie intakte Blätter verhalten, daß dagegen proportional der Abnahme der Schnittdicke auch die resultierende Einrollung zurückgeht, wie es die Steinbrinckscheh Theorie erfordert; bei ganz dünnen Schnitten geschieht eine ganz unregelmäßige Kontraktion.

Eine andere Methode, die Wirkung der Kohäsion auch in größeren Zellkomplexen auszuschließen, beruht auf folgender Überlegung Steinbrincks[1]). Wenn wir einen dickeren Schnitt eines eingerollten trockenen Blattes wieder befeuchten, so beobachten wir unter dem Mikroskop, daß in jeder Zelle neben dem eindringenden Wasser noch Gasbläschen vorhanden sind, die mehr oder minder schnell durch das Wasser ersetzt werden. Lassen wir jedoch noch vor diesem Zeitpunkt eben denselben Schnitt rasch von neuem wieder austrocknen, so ist klar, daß durch dieses Gasbläschen in der betreffenden Zelle eine Kohäsionswirkung nicht voll zur Geltung kommen kann. Steinbrinck hat darauf hingewiesen, daß, wenn man diesen Vorgang mehrere Male hintereinander wiederholt, der Erfolg immer ausgesprochener wird. Welche spezielleren Einzelheiten sich beim Eindringen von Luft in die Zellen abspielen, ist übrigens, wie Steinbrinck in einer besonderen Arbeit nachgewiesen hat, noch nicht in allen Fällen vollkommen geklärt.

---

[1]) Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus .... p. 406 u. f.

Auf demselben Prinzip beruht es, wenn man in einer etwas anderen Form durch Beschweren eines zwischen Fließpapier trocknenden Schnittes eine Krümmung desselben verhindert und beobachtet, daß dann nach vorübergehendem Befeuchten eine Einrollung ausbleibt. Auch hierbei ist unter dem Mikroskop das Vorhandensein von Gasblasen in den Zellen festzustellen. In allen diesen Fällen kann man sich von dem Luftgehalt des Schnittes auch dadurch überzeugen, wenn er auf Wasser geworfen wird. Er schwimmt auf der Oberfläche, und es kann stundenlang dauern, bis soviel Wasser in die Zellen gedrungen ist, daß er untersinkt. Trocknet der Schnitt darauf an der Luft, so rollt er sich genau wie ein frischer Schnitt ein.

Ich wandte diese Methode bei aufgeweichten Schnitten von *Ceterach officinarum*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* an. Ein vollständiges Geradebleiben, wie es Steinbrinck an Schnitten von *Elymus arenarius* beobachtete, wurde allerdings nicht festgestellt. Jedoch war die eintretende Krümmung nur gering und stand in keinem Verhältnis zu der starken Einrollung von nicht besonders behandelten Schnitten. Nach völliger Durchtränkung mit Wasser rollten sich die Schnitte wieder wie gewöhnlich ein.

Wie die erste Versuchsreihe zeigen auch die eben beschriebenen Experimente, daß zwar eine völlige Unbeweglichkeit der Schnitte nicht erzielt ist, jedoch durch eine geringe Kohäsionswirkung auch nur eine entsprechend kleinere Einrollung zustande kommt.

Außer den beiden geschilderten Methoden benutzte Steinbrinck[1]) noch ein drittes Verfahren, um einen Ausschluß der Kohäsionswirkung zu erreichen. Bei seinen Versuchen legte er Antheren in absoluten Alkohol und ließ sie im Vakuum trocknen. Es unterblieb dabei ein Öffnen der Antheren. Steinbrinck erklärt diese Tatsache damit, daß im Vakuum der absolute Alkohol so rasch verdampft, daß es zu einer Kohäsionswirkung nicht kommen und daher auch kein Öffnen erfolgen kann.

Auch für unsere Farnfiedern und Schnitte benutzte ich diese Methode, doch mit so ungleichmäßigem Erfolge, daß eine Schlußfolgerung aus den Beobachtungen nicht gezogen werden kann. Ich ließ ganze Fiedern und Schnitte von *Ceterach officinarum*, *Polypodium vulgare*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* 24 Stunden in 96 prozentigem und weitere 24 Stunden in absolutem Alkohol, der mit kalciniertem Kupfersulfat getrocknet war, liegen. Dann wurden sie rasch auf Fließpapier gelegt und in einem Fläschchen an eine Wasserstrahlluftpumpe angeschlossen. In allen Fällen trat darauf beim Austrocknen eine deutliche Einrollung ein. Die Ursache wird vermutlich darin liegen, daß in dem immerhin mehrere Zellagen starken Geweben sich eine Kohäsionswirkuug wohl entfalten konnte, da der Alkohol nicht so plötzlich daraus entwich.

---

[1]) Steinbrinck, C., Über Schrumpfelungsmechanismen . . . . . (Biol. Centralbl. 1906. p. 724.)

II. Eine neue Methode zum Nachweis von Kohäsionsvorgängen beim Einrollen von Blättern.

Der ganze Verlauf der bisherigen Untersuchungen spricht im allgemeinen jedenfalls dafür, daß in der Tat Kohäsionsmechanismen die Ursache der festgestellten Bewegungen sind. Es soll nicht bestritten werden, daß die Beobachtungen nicht immer ganz einwandfreie Resultate lieferten; doch liegt dies wohl hauptsächlich an dem benutzten Material, das oft große Schwierigkeiten beim Gebrauch bereitete, insofern als die Steinbrincksche Methode für ganz anders geartete Objekte ausgearbeitet war. Immerhin erwies es sich als zweckmäßig, sich nach einem Verfahren umzusehen, das dem mehr oder weniger zarten Bau und überhaupt der ganzen Eigenart der Farnblätter besonders Rechnung trug. Dieses glaubte ich in der Anwendung von wasserentziehenden Mitteln und Lösungen gefunden zu haben. Es zeigt sich nämlich, daß bei Benutzung von konzentriertem Glyzerin und gesättigten Kochsalzlösungen man an Blättern genau dieselben Bewegungen und Membranveränderungen durch Wasserentziehung veranlassen konnte, als ob sie an der Luft trockneten.

Schon Prantl[1]) und Schrodt[2]) hatten bei ihren Untersuchungen beobachtet, daß der Annulus der Farnsporangien in Glycerin zum Schnellen und Ausstreuen der Sporen gebracht wurde.

Es dürfte sich empfehlen, bevor ich zur Beschreibung meiner Versuche mit Farnfiedern komme, als Einleitung eine kurze Schilderung des Öffnungsvorganges zu geben.

Setzt man zu geschlossenen Sporangien, sei es, daß sie im reifen Zustande direkt vom Blatt genommen sind, oder man durch längeres Liegenlassen in Wasser dafür sorgt, daß die Annuluszellen mit Flüssigkeit gefüllt sind, konzentriertes Glyzerin hinzu, so stülpen sich die Außenwände zusehends in das Zellumen hinein. Gleichzeitig erfolgt ein solch kräftiges Zurückbiegen des ganzen Ringes, so daß die ursprünglich konvexe Außenseite eine konkave Form annimmt. Schließlich aber hört die Krümmung auf und der Annulus schnellt mit einem Ruck in seine Anfangslage zurück; im selben Moment sind die vorher durch Wassergehalt durchsichtigen Zellen des Annulus mit dunklen Gasblasen angefüllt. Das Auftreten dieser Blasen geschieht im allgemeinen fast gleichzeitig; doch lassen sich kleine Zeitunterschiede häufig nachweisen, wobei das Zurückschnellen in kurzen Zeitintervallen erfolgt. Läßt man die Sporangien längere Zeit in Glyzerin liegen, so nehmen die Blasen immer mehr an Größe ab und verschwinden schließlich, während Flüssigkeit an ihre Stelle tritt. Der ganze Vorgang läßt sich ungekünstelt so erklären, daß durch das Glyzerin das Wasser rascher aus den Zellen herausgesogen wurde, als das Glyzerin einzudringen vermag. Die Folge ist natürlich eine Kohäsionswirkung, d. h. eine Veränderung der ganzen Zelle unter Einstülpung der Außenwand. Bei der Überwindung der Kohäsion des schwindenden Wassers entsteht beim Zurückweichen der Außenwand ein Hohlraum, der neben etwas Wasserdampf vielleicht noch Spuren von Luft enthält, die dann durch das allmählich eindringende Glyzerin ersetzt werden.

---

[1]) Prantl, K., Die Mechanik des Ringes am Farnsporangium. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1886.)

[2]) Schrodt, J., Neue Beiträge zur Mechanik der Farnsporangien. (Flora. 1887. No. 12 u. 13.)

Bei Benutzung von konzentrierten Kochsalz- und Rohrzuckerlösungen ließen sich dieselben Erscheinungen feststellen.

Was man an den Sporangien an der Zellreihe des Annulus beobachten kann, läßt sich auch an lebenden Geweben wahrnehmen. Gar häufig kann man bei Herstellung von Dauerpräparaten durch Anwendung zu stark konzentrierten Glyzerins die Beobachtung machen, daß die Schnitte sich sehr stark zu deformieren und zusammenzuschrumpfen beginnen, auch sieht man ein Einfalten der Wände, soweit das Deckgläschen eine Bewegung nicht hindert, die jedoch beim längeren Verweilen im Glyzerin zurückgeht. In diesem Falle ist die Ursache der Deformation der Wasserentzug des Glyzerins, das jedoch allmählich in das ganze Gewebe eindringt, wobei dieses elastisch entfaltet wird. Besonders stark sind die Deformationen am lebenden Material, doch treten sie auch beim abgestorbenen oder eventuell fixierten auf, wenn auch meist nicht so intensiv. Es dürfte sich in gewissem Grade ein geringer, wenn auch nicht prinzipieller Unterschied zwischen lebendem und totem Protoplasten geltend machen, der wohl folgende Ursache haben wird. In einer wasserhaltigen, abgestorbenen Zelle hängt die Wirkung des Kohäsionszuges lediglich von der Schnelligkeit ab, mit der die umgebende, wasserentziehende Flüssigkeit durch die durchlässige Zellmembran eintritt. Bei der lebenden Zelle liegen die Verhältnisse etwas anders. Beim Eindringen durch die Zellwand trifft das Glyzerin auf den ihr anliegenden Protoplasmaschlauch, der, solange er lebt, keine nennenswerten Mengen davon aufnimmt. Bei der nun eintretenden Plasmolyse wird der sich kontrahierende Protoplasmaschlauch zu einem gewissen Grade die Zellwände hinter sich her in das Lumen hineinreißen, obwohl die Verbindung zwischen beiden zweifellos nicht besonders fest ist, etwa so wie beim Umblättern einer Buchseite oft mehrere Seiten mitgerissen werden. Der Kohäsionsvorgang wird somit sicher begünstigt. Andererseits wird sowohl beim lebenden als auch beim abgestorbenen Gewebe die Kohäsionswirkung um so rascher zurückgehen, je leichter das wasserentziehende Mittel durch die Zellwand eintreten kann. Bei ersterem werden innerhalb der Zellen die konzentrierten Salzlösungen resp. Glyzerin sich zwischen Protoplasma und Wand ausbreiten und so eine elastische Entfaltung derselben bewirken, während das Protoplasma noch im kontrahierten Zustande im Innern der Zelle ruht. Natürlich kann es dann keine weitere Wirkung mehr ausüben, selbst wenn die Plasmolyse zum Schluß mehr oder minder ausgeglichen würde. Im allgemeinen kann man jedoch annehmen, daß bei längerem Liegen in den wasserentziehenden Lösungen, je nach der Giftigkeit derselben, das Protoplasma bald zum Absterben gebracht wird.

Es erscheint nun sehr wahrscheinlich, daß derartige Schrumpfelungsvorgänge, die man an einem Schnitt durch ein Blatt beobachten kann, sich auch an ganzen Blättern zeigen werden. In der Tat erfahren ganze Farnblätter solche Schrumpfelungen in wasserentziehenden Medien; doch gleichzeitig erfolgt — und das ist der springende Punkt — eine Einrollung derselben, so daß die beobachtete Bewegung ohne Zweifel im kausalen Zusammenhang mit der Schrumpfelung steht und direkt als ein Beweis dafür angesehen werden kann, wie wir noch später ausführen werden.

Die gleichen Beobachtungen lassen sich übrigens auch an Schnittpräparaten ausführen, wofür ich später noch Belege bringen werde. Indessen haben die Schnittverletzungen gewisse Nachteile im Gefolge, die das Resultat bisweilen ungünstig beeinflussen. Ich betrachte es daher als einen Vorteil meiner Methode, daß Versuche mit Schnitten sozusagen nur als Kontrolle angewandt zu werden brauchten, ich also mein Hauptaugenmerk auf Experimente mit ganzen Blättern richten konnte.

Bevor ich zur Schilderung der Versuche mit ganzen Farnblättern übergehe, seien einige Bemerkungen über die angewandten Lösungen wasserentziehender Mittel vorangestellt.

Im allgemeinen erwiesen sich konzentriertes Glyzerin und gesättigte Kochsalzlösung am geeignetsten, um Bewegungen hervorzurufen. Bei Benutzung der Salzlösungen wurde immer Salz in ungelöstem Zustande in solcher Menge darin belassen, daß eine Verdünnung der Lösung unter den Sättigungspunkt nicht eintreten konnte, selbst wenn das Wasser aus den Blättern in die konzentrierte Lösung übertrat. Außer Kochsalz wurde noch die Wirkungsweise anderer Salze untersucht; dabei zeigte sich, daß gesättigte Chlorcalcium- und Zinksulfatlösungen ähnlich wie Kochsalz wirkten, die zweitgenannte jedoch weniger kräftig. Bei einigen wenigen Versuchen mit gesättigter Rohrzucker- und Kaliumnitratlösung wurden Bewegungen an Blättern nicht erzielt. Dieses Ergebnis bedarf, soweit namentlich die erste Lösung in Betracht kommt, wohl noch der Nachprüfung, da ich bei dem Sporangienannulus mit ihr eine Kohäsionswirkung erzielen konnte. Zweifellos müssen sich aber die einzelnen Substanzen verschieden verhalten, weil, wie wir schon eingangs erwähnten, die größere oder schnellere Geschwindigkeit, mit der sie die Membranen zu durchdringen vermögen, in Betracht kommt. Eigentümlichkeiten der letzeren sind wahrscheinlich auch nicht außer acht zu lassen.

Wie schon gesagt, hatte ich die besten Bewegungserscheinungen mit Glyzerin und gesättigter Kochsalzlösung hervorrufen können; ich benutzte daher ausschließlich diese beiden Mittel.

Selbstverständlich hatte auch die Stärke der Konzentration der Lösung einen Einfluß auf die Bewegungen. Zwar konnte bei geringem Wasserzusatz zum Glyzerin noch ein Schnellen der Farnannuli erzielt werden; auch gelang es, bei geringem Wasserzusatz zu der konzentrierten Kochsalzlösung, z. B. an *Asplenium trichomanes*-Fiedern noch Einrollungen zu erhalten; doch durften die Lösungen nicht unter 90 % der Sättigung sinken.

Diese Feststellung, daß das Medium nicht völlig wasserfrei sein mußte, um Bewegungen zu veranlassen, erschien mir in Bezug auf spätere Erörterungen nicht unwichtig.

I. Versuche mit vollständigen Farnfiedern.

Die Versuche mit ganzen Blattfiedern, denen ich mich nunmehr zuwende, zerfallen in mehrere Versuchsserien, die erst in ihrer Gesamtheit ein abschließendes Urteil in Bezug auf die uns interessierenden Fragen gestatten. Je nach der Beschaffenheit des Materials wird es sich darum handeln, den Versuchen mit lebenden Blättern solche mit toten gegenüberzustellen. Ich beginne mit ersteren.

a) Versuche mit lebenden Farnfiedern.

Als erstes Objekt sei *Asplenium trichomanes* besprochen. Die Fiedern sind gegenständig angeordnet und rollen sich beim Trocknen an der Luft so ein, daß die Unterseite die konkave Seite im Krümmungszustande bildet. Vorher jedoch klappen die senkrecht von der Spindel abstehenden Fiedern paarweise nach der Unterseite meistens bis zur völligen Berührung zusammen und neigen sich dabei mehr oder weniger schräg nach der Basis zu.

Zu dem Versuche wurde das Blatt in mehrere Stücke mit je mehreren Fiederpaaren zerlegt; ein Teil von ihnen, und zwar solche von möglichst gleichem Alter, diente stets zur Kontrolle, d. h. es wurde ihr Verhalten beim Eintrocknen an der Luft unter normalen Verhältnissen geprüft.

Beim Einlegen von Blattstücken sowohl in konzentriertes Glyzerin als auch in gesättigte Kochsalzlösung erfolgte genau dieselbe Bewegung wie beim Liegen an der Luft: eine Einrollung der Fiedern und ein Zusammenklappen an die Spindel. Der Eintritt und die weitere Ausführung der Bewegung geschah mäßig schnell, so daß erst nach ¼—1 Stunde der erste deutliche Erfolg eintrat. Beendet war die Bewegung erst nach mehreren Stunden. Im eingerollten Zustande blieben die Fiedern ungefähr 1 bis 2 Tage, darauf zeigte sich ein allmähliches Zurückgehen der Krümmung, die dann im Verlaufe von einigen weiteren Tagen völlig verschwunden war. Dieses Resultat war nach unserer Theorie zu erwarten, da ja das wasserentziehende Mittel allmählich in die Zellen eindringen, dadurch die ursprüngliche Form wieder hergestellt und die elastische Entfaltung der Gewebe bewirkt werden mußte.

Die Methode mit Kochsalz und Glyzerin wurde noch an mehreren anderen Farnen, deren Einrollung an Luft an entsprechenden Kontrollabschnitten gleichzeitig geprüft wurde, mit demselben Erfolge angewandt:

Die Fiedern von *Polypodium vulgare* rollen sich dabei in ihrer Längsrichtung ein, so daß die Oberseite konkav gekrümmt ist. In gleicher Richtung krümmen sich unter diesen Umständen Fiedern 2. Ordnung von *Aspidium marginale.*

Nicht uninteressant erschien es, zur Kontrolle die ganze Methode an dem von Steinbrinck[1]) untersuchten Dünengras *Elymus arenarius* zu wiederholen. An lebenden größeren Stücken erhielt ich bald nach dem Hineinlegen die ausgesprochensten Einrollungserscheinungen, die wiederum genau so wie an Luft verliefen.

Alle diese Versuche zeigen die Möglichkeit, durch Anwendung wasserentziehender Mittel an lebenden Farnfiedern Einrollungsvorgänge hervorzurufen, die in genau derselben Weise verlaufen wie beim Austrocknen an der Luft und für die Richtigkeit unserer Annahme sprechen, daß Kohäsionsmechanismen als Ursache der Einrollung in Betracht kommen. Sie sind aber insofern noch nicht streng beweisend, da mit der eventuellen Mitwirkung des Turgors bezw. mit den Eigenschaften des lebenden Protoplasten gerechnet werden muß, von denen ja, wie wir schon sahen, an und für sich die Kohäsionsvorgänge unabhängig sind. Unter diesen Umständen war es wichtig, auch Parallelversuche mit abgetöteten Blättern anzustellen.

Daß übrigens in geringem Grade der Turgor bei der Einrollung beteiligt ist, läßt sich in der Tat nachweisen, wenn man ausgebreitete Blätter im toten resp. lebenden Zustande miteinander vergleicht; Voraussetzung ist dabei, daß ihnen genügend Wasser bis zur vollen Durchtränkung zur Verfügung steht. Es zeigt sich nämlich, daß das abgetötete Blatt gegenüber dem lebenden eine schwache Andeutung von Einrollung besitzt; besonders schön läßt sich diese Tatsache bei *Elymus arenarius* feststellen, wenn man ein aufgekochtes Blattstück mit einem vollständig flach ausgebreiteten lebenden vergleicht. Eine Angabe hierüber habe ich nirgends finden können. Eine schwache Einrollung beobachtete ich ebenfalls bei *Asplenium trichomanes.* Wie schon gesagt, ist der Unterschied in beiden Fällen immerhin gering, so daß man selbst im toten, wasserdurchtränkten Zustande ein solches Blatt ohne Bedenken als ausgebreitet bezeichnen kann.

Dem Turgor bleibt es demnach allein vorbehalten, beim lebenden Blatte die ausgesprochene Ausdehnung in der Fläche zu bewirken, während die Haupteinrollungswirkung auf anderer Ursache beruhen muß. Umgekehrt ist im eingerollten Zustande ein Unterschied zwischen einem lebenden und trocknen Blatt nicht zu erkennen.

b) Versuche mit toten Fiedern.

Bei den Parallelversuchen mit abgetöteten Blättern, denen ich mich nunmehr zuwende, stellte sich heraus, daß es von großer

---

[1]) Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus .... cf. Citat p. 478.

Wichtigkeit war, auf welchem Wege die Abtötung erfolgte und in welchem Zustande sich die abgetöteten Blätter befanden.

Ich beginne zunächst meine Darstellung der Versuche mit Blättern, die durch Aufkochen in Wasser aller Eigenschaften des lebenden Blattes beraubt waren. Als Beispiel möchte ich *Asplenium trichomanes* nennen. Zur Kontrolle wurde zunächst ein abgekochtes Blattstück an der Luft getrocknet: es rollte sich ein. Ein Teilstück desselben Blattes in Glyzerin oder Kochsalzlösung gelegt, zeigte dagegen keine Spur von Krümmung, auch nach tagelangem Verweilen darin nicht. Dieses Ergebnis erscheint zunächst überraschend; doch ist es, wie wir bald sehen werden, durchaus in Übereinstimmung mit der Theorie, durch die ein Ausbleiben der Krümmung wohl erklärt werden kann. Wir müssen bedenken, daß im Innern des Blattes durch das Kochen Veränderungen vor sich gegangen sind, die die Kohäsionswirkung sehr wesentlich beeinflussen. Diese Veränderungen beziehen sich weniger auf die Zustandsänderungen der Membranen als auf den Umstand vielmehr, daß durch das Kochen die Luft aus den Intercellularen verdrängt worden ist und diese sich mit Wasser angefüllt haben. Gerade diese letzte Tatsache ist es, die uns den Schlüssel für die Erklärung liefert, warum eine Einrollung nicht erfolgte.

Schon in den einleitenden Betrachtungen der Arbeit wurde erörtert, daß zur Voraussetzung einer Einrollungsbewegung immer ein Antagonismus vorhanden sein muß. Wir sahen, daß dieser bei *Elymus* in deutlich sichtbarer Form zum Ausdruck kam, indem hier die stark verdickten Zellen des subepidermalen Bastbeleges beim Schrumpfeln naturgemäß einen größeren Widerstand leisteten als das zartwandige Gewebe der Oberseite. Ebenfalls war in der Einleitung schon angedeutet worden, daß ein Antagonismus in einem Gewebe auch dann zustande kommen muß, wenn zwei Partien desselben nach verschiedenen Richtungen hin ein besonders ausgeprägtes Schrumpfelungsbestreben besitzen.

Ein solches muß vor allen Dingen durch die Form der Zellen beeinflußt werden; es ist leicht verständlich, daß eine langgestreckte zylindrische Zelle sich beim Schrumpfeln der Hauptsache nach senkrecht zur Längsrichtung kontrahieren wird. Diese Tatsache läßt sich z. B. an einem Algenfaden von *Chaetomorpha* beobachten, dessen langgestreckte Zellen in der eben angedeuteten Weise beim Austrocknen infolge von Kohäsion hauptsächlich in der Querrichtung kollabieren. Seine Erklärung findet dies dadurch, daß die Längswände den Kohäsionsbestrebungen gegenüber verhältnismäßig nur einen geringeren Widerstand zu leisten vermögen als die Querwände, und also durch den geringsten Widerstand die Richtung der Schrumpfelung bestimmt wird. Dieselben Verhältnisse würden für ein Gewebe zutreffen, das aus lauter parallelen, langgestreckten Zellen besteht, von dem wir vorläufig noch annehmen wollen, daß es keine Intercellularen enthält. Ein solches Gewebe würde ebenfalls hauptsächlich in der Querrichtung schrumpfeln. Sind nun zwei derartige Gewebeteile zu einem größeren Gewebekomplex derart vereint, daß die Längsrichtung der Zellen senkrecht aufeinander stehen, so müssen auch, entsprechend der antagonistisch gerichteten Schrumpfelungsrichtung Krümmungen zustande kommen. — Bei dem soeben besprochenen theoretischen Fall sind wir zunächst von einem völlig intercellularfreien Gewebe ausgegangen. Für die Praxis gelten hier aber noch gewisse Voraussetzungen. Die einzelnen Zellwände sind auf beiden Seiten von Flüssigkeit umgeben und werden daher einem Druck, der parallel zu ihrer Fläche erfolgt namentlich bei großer Längenausdehnung nur dann einen erheblichen Widerstand leisten, wenn sie durch eine gewisse Dicke einigermaßen gegen Verbiegung geschützt sind. Unterschiede in dem Widerstande der verschiedenen Zellwände gegenüber den Kohäsionsbestrebungen nach dem obigen Schema können also in ausgedehntem Maße nur bei dickwandigeren Zellen auftreten. Haben wir es dagegen mit dünnwandigen Zellen zu tun, und hierzu gehören die meisten unserer Farnblätter, so wird praktisch ein derartiger Unterschied und eine Ausprägung einer bestimmten Schrumpfelungsrichtung fehlen, und somit auch gleichzeitig eine Einrollung des Ganzen unterbleiben müssen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse in dem Falle, wenn Intercellularen das ganze Gewebe mehr oder minder durchsetzen, so daß jede Zelle teilweise an einen Intercellularraum stößt. Findet nunmehr in solcher Zelle die Kohäsionswirkung statt, so wird die Richtung des geringsten Widerstandes senkrecht zu dem Flächenstück stehen, das an den Intercellularraum grenzt, indem die Kontraktion unter entsprechender Vergrößerung des Intercellularraums erfolgt. Nun ist es aber eine bekannte Erscheinung, daß die Intercellularen mit Vorliebe die Längswände von gestreckten Zellen begleiten. Hieraus folgt, daß die Schrumpfelung hauptsächlich senkrecht zu der Längsrichtung der Zelle geschieht. Ganz gleichgiltig, ob die Zellwände dick oder dünn sind, muß also in solchem Falle ein Antagonismus und eine Einrollung zustande kommen können.

Die allgemeine Betrachtung, die wir soeben ausgeführt haben, läßt sich nun ohne Schwierigkeiten auf einen Spezialfall anwenden, nämlich unsere Farnblätter. Bei den meisten von mir untersuchten Farnen kam ausschließlich zartwandiges Gewebe in Betracht, Intercellularen waren reichlich vorhanden. Im übrigen war ein Antagonismus meist dadurch geschaffen, daß unter der Epidermis der Oberseite senkrecht dazu gestreckte Palisaden oder palisadenartige Zellen lagen, während die Schwammparenchymzellen der Unterseite mehr oder weniger eine Streckung parallel der Oberfläche aufwiesen. Wir verstehen jetzt, daß bei Kohäsion durch Wasserentzug, sei es durch Verdunstung, sei es durch wasserentziehende Mittel eine antagonistische Kohäsionswirkung zustande kommen mußte, solange Luft in den Intercellularen vorhanden war.

Ist nun aber auf der anderen Seite im abgetöteten Blatt die Intercellularluft durch Wasser ersetzt, so liegt gewissermaßen der von uns schon vorhin besprochene Fall eines zartwandigen, interstitienlosen Gewebes vor. Indem nämlich die abgetöteten Spaltöffnungen geschlossen sind, können wir einen jeden Intercellularraum als eine große mit Wasser gefüllte Zelle betrachten. Ja, wir können sogar noch weitergehen und das ganze Blatt mit der Form eines *Caulerpa prolifera*-Sprosses vergleichen, bei dem die Cellulosebalken im Innern durch ein zartwandiges Zellwandgerüst ersetzt sind. Gegenüber Kohäsionswirkungen, die durch wasserentziehende Mittel hervorgerufen werden, wird in diesem Falle die Richtung des geringsten Widerstandes zusammenfallen mit dem Lot zur Laminafläche. Ebenso wie ein Caulerpa-Sproß würde sich also ein solches Blatt senkrecht zur Oberfläche kontrahieren, dagegen kein merkliches Krümmungsbestreben zeigen.

Einer gewissen Erklärung bedarf noch die Rolle, die den Spaltöffnungen zukommt.

Zweifellos ist der erwähnte Verschluß nicht so weitgehend, daß jede Kommunikationsmöglichkeit mit dem umgebenden, wasserentziehenden Mittel absolut unterbrochen ist. Das wird zur Folge haben, daß dieses unter allmählicher Verdünnung mit in die Intercellularen hineingelangt, dabei aber infolge eben dieser Verdünnung nicht mehr fähig ist, wie schon früher ausgeführt worden war, eine intensive Kohäsionswirkung hervorzurufen. — Es ist übrigens erklärlich, daß mit oder ohne Mitwirkung der Spaltöffnungen nach tagelangem Liegen das ganze Innere des Blattes durch die wasserentziehenden Mittel ersetzt ist. In Bezug auf die Kohäsionswirkung ist jedoch absolut nichts verändert worden, wie es dem passiven Verhalten des Blattes auch entspricht.

Andererseits sind die Spaltöffnungen wichtig für die Erklärung des Verhaltens wasserdurchtränkter, abgetöteter Blätter bei dem Eintrocknen an Luft. Hier findet, wie erwähnt, eine Einrollung statt. Dies ist so zu verstehen, daß bei allmählichem Wasserverlust das Wasser der Intercellulargänge zuerst aufgebracht wird, indem an seine Stelle Luft durch die Spaltöffnungen eintritt. Erst wenn dieses vollkommen durch letztere ersetzt ist, findet bei weiterem Austrocknen eine Einrollung statt. Hier liegen also in letzter Linie die Verhältnisse so, als ob von Anfang an die Intercellularen mit Luft gefüllt gewesen wären.

Meine ganzen vorstehenden Ausführungen knüpfen an das Beispiel von *Asplenium trichomanes* an. In analoger Weise wie dieser Farn verhielten sich auch *Polypodium vulgare* und *Aspidium marginale,* bei denen lebendes und abgetötetes Material verglichen werden konnte.

Ferner wäre anzuführen das Verhalten solchen Materials, das längere oder kürzere Zeit trocken aufbewahrt und demzufolge mehr oder weniger abgestorben war, wie z. B. *Ceterach officinarum, Asplenium trichomanes, Asplenium ruta muraria.* — Das Material von *Ceterach* war älteres Herbarmaterial, also ganz sicher tot, das übrige nur einige Monate bis 1/2 Jahr alt; von *Asplenium trichomanes* wissen wir,[1]) daß es ca. 1/2 Jahr lebensfähig ist. —

Bisher war in den Versuchen die Bedeutung des Luftgehaltes der Intercellularen für das Zustandekommen der Einrollbewegungen toter Blätter erkannt worden. Es erweist sich nunmehr als notwendig, zum Beweise des Gesagten weitere Versuche mit wasserentziehenden Mitteln auszuführen, bei denen das Blatt zwar abgetötet, aber die Intercellularen lufthaltig sind. Bei Anstellung der Versuche bieten sich übrigens eine ganze Reihe von Schwierigkeiten, da das gewöhnliche Abtötungsverfahren mit heißer Luft, Wasserdampf und giftigen Lösungen meist Eindringen von Wasser oder Zellsaft in die Intercellularen mit sich bringt. Je nachdem ich totes oder lebendes Material vor mir hatte, erwiesen sich zwei Methoden als besonders leicht gangbar. Bei lebenden Blättern wurde die Abtötung durch ein sehr stark wirkendes Gift, nämlich Ammoniakdämpfe bewirkt.

---

[1]) Wittrock, V., Biologiska ormbunkstudier. p. 19.

Zur Ausführung des Versuches wurden Fiedern von *Polypodium vulgare* und *Aspidium marginale* in ein hohes Standglas, auf dessen Boden sich etwas konzentrierte Ammoniakflüssigkeit befand, hineingehängt und luftdicht verschlossen. Durch das giftige Gas wurde das Protoplasma sehr schnell getötet unter gleichzeitiger Zerstörung des Chlorophylls; nach dieser Behandlung hatten die anfänglich grünen Fiedern eine braune Farbe angenommen. Die Wirkung selbst war schon in $^1/_4$ Stunde erreicht; doch habe ich in einzelnen Fällen, um ganz sicher zu gehen, die Blätter $^3/_4$ Stunden lang dem Gase ausgesetzt. Wurden nunmehr die Blätter möglichst schnell, um einen Wasserverlust durch Verdunsten zu verhüten, in die wasserentziehenden Mittel gebracht, so trat eine typische Einrollung ein. Die Intercellularen erwiesen sich als durchaus offen und waren mit Luft gefüllt geblieben, was man an der Farbe im durchscheinenden Lichte leicht erkennen konnte; beim Eintauchen der lufthaltigen Fiedern in die wasserentziehenden Mittel hatte sich somit eine Kohäsionswirkung wohl entwickeln können.

Ein Parallelversuch wurde außerdem mit mehreren Zentimeter langen Teilstücken von *Elymus arenarius* angestellt. In Anbetracht der größeren Dicke der Blätter blieben sie stets $^3/_4$ Stunden in Ammoniakgas. Sowohl in Glyzerin als auch in Kochsalzlösung trat die erwartete Einrollung sehr gut ein. — Am nächsten Tage hatten die Fiedern wieder ihre normale, ausgebreitete Form angenommen.

Die zweite Methode bezweckte, eingerollte tote Fiedern in einen dem lebenden Blatte ähnlichen Zustand überzuführen, d. h. das Blatt unter Ausschluß der Intercellularen mit Wasser zu durchtränken. Auch hier waren die auftretenden Schwierigkeiten je nach dem Pflanzenmaterial zum Teil sehr erhebliche; für gewisse Fälle erwies sich daher diese Methode als nicht geeignet. Selbst bei Fiedern, die in gewöhnlicher Weise in kaltem Wasser aufgeweicht worden waren, hatten sich die Intercellularen meist mit Wasser gefüllt. Deswegen mußte zum Aufquellen ein besonderer Weg eingeschlagen werden, den ich kurz beschreiben will.

Eine eingerollte Fieder von *Ceterach officinarum* legte ich mit der spaltöffnungslosen Oberseite auf feuchtes Fließpapier. Das Wasser drang nunmehr langsam durch die Membranen in die einzelnen Zellen ein, in denen es sich kapillar ausbreitete. So lange das Fließpapier nicht zu feucht war, blieben dabei die Intercellularen von dem Wasser verschont. Es ging dann die Einrollung mehr und mehr zurück unter gleichzeitiger Volumenzunahme der Fieder. — Nebenbei bemerkt, kam mir hierbei der ganze biologische Sinn der Einrollungsvorrichtung dadurch zu statten, daß die konvexe Außenseite natürlich stets spaltöffnungsfrei war.

Für zartere Fiedern, z. B. *Asplenium trichomanes* wandte ich noch eine andere Art des Aufweichens an, indem ich sie mit der konvexen spaltöffnungslosen Seite auf eine freie Wasseroberfläche legte. Dabei erwies es sich als sehr wichtig, daß eine Benetzung der nach oben gekehrten Seite nicht eintreten durfte, und es sich außerdem verbot, die Fiedern länger auf dem Wasser liegen zu lassen, als zum Flachwerden noch eben notwendig war. In gleicher Weise gilt dies auch für das oben erwähnte feuchte Fließpapier.

Derartig behandelte Fiedern wurden auf die übliche Weise der Wirkung wasserentziehender Mittel ausgesetzt. Bei dem dickblätterigen *Ceterach* war die Wirkung ausgezeichnet: die Einrollung trat in prompter Weise ein. Bei *Asplenium trichomanes* und dem auf gleiche Weise behandelten *Asplenium ruta muraria* war die Wirkung nicht so auffällig, doch immerhin deutlich. — Übrigens wandte ich bei dieser Versuchsgruppe ausschließlich Glyzerin an.

Der Nachweis für die Bedeutung der Intercellularräume wurde noch durch eine dritte Methode erbracht; bei dieser wurden die lebenden Fiedern resp. Blattstücke in Benzin oder Xylol gelegt, in dem sie 10 Minuten bis zu mehreren Stunden verblieben. In dieser Zeit waren sie sicher abgetötet, was schon an dem Mangel an grüner Farbe — sie erschienen nur gelb — erkennbar war. Eine wesentliche Änderung ihrer Flächenausbreitung war in diesem Zustande nicht eingetreten. Wurden sie nunmehr in die wasserentziehenden Mittel gelegt, so trat wieder ein Einrollen bezw. Zusammenklappen der Fiedern auf, im selben Sinne wie beim intakten Blatte. Bei längerem Verweilen in der Lösung erfolgte ein allmähliches Zurückgehen bis zur völligen Entfaltung. Als Material dienten sowohl *Asplenium trichomanes, Polypodium vulgare, Aspidium marginale* als auch die Graminee *Elymus arenarius.*

Der beschriebene Erfolg könnte auf den ersten Blick unerwartet scheinen; denn äußerlich betrachtet, liegen die Verhältnisse genau so wie in dem Fall, wo das Blatt abgetötet und die Intercellularen mit Wasser injiziert waren; denn es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß Xylol als auch Benzin völlig in sie hineingedrungen waren. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber insofern, als die Flüssigkeit, die die Intercellularen füllt, nicht mit Wasser mischbar ist; die Intercellularräume enthalten somit ein Medium, das bei den ganzen Diffusionsvorgängen sich passiv verhält. Während bei früheren Versuchen durch die wasserentziehenden Mittel in gleicher Weise den Zellen als auch den Intercellularen Wasser entzogen wurde, war es in diesem Falle nur bei den Zellen selbst möglich. Hier mußte also genau dieselbe Art der Kohäsionswirkung zustande kommen, als ob Flüssigkeit in den Zellen allein und Luft in den Intercellularen vorhanden gewesen wäre.

2. Versuche mit Schnitten von Farnfiedern.

Es war naheliegend, daß im Anschluß an die geschilderten Versuche mit größeren intakt gebliebenen Blattabschnitten oder einzelnen Fiedern weitere Versuche mit dünnen Quer- resp. Längsschnitten derselben angestellt wurden, die es womöglich erlaubten, die einzelnen Phasen der Einrollung bezw. der Veränderung der Zellformen unter dem Mikroskop zu beobachten. Leider traten hierbei infolge der Schnittflächen so weitgehende Veränderungen auf, daß die Versuche nicht immer so klar und eindeutig ausfielen, wie die Experimente mit ganzen Blättern. Doch verlohnt es sich trotzdem, auf die Untersuchungen einzugehen.

Ich beginne auch hier wieder mit der Darstellung des Verhaltens der

a) Schnitte durch lebende Farnfiedern.

Solche Schnitte vermögen sich in wasserentziehenden Mitteln einzurollen, und es lassen sich dabei im Prinzip die Veränderungen der Zellenform, wie sie durch den Kohäsionsmechanismus hervorgerufen werden, deutlich nachweisen. Versuche dieser Art machte ich mit *Asplenium trichomanes*, *Polypodium vulgare, Aspidium marginale* und dem Grase *Elymus arenarius.* Ähnlich wie bei den Steinbrinckschen Versuchen hängt auch hier die Stärke der Reaktion von der Dicke der Schnitte ab; je dünner man die Schnitte macht, um so weniger kräftig wird die Einrollung. Diese Tatsache wird eben dadurch verständlich, daß in diesen Schnitten nur eine geringe Zahl intakter Zellen vorhanden ist, in denen sich eine Kohäsionswirkung geltend machen kann.

Die angestellten Versuche wurden mit Glyzerin und Kochsalz ausgeführt; doch erwies sich ersteres im allgemeinen als wirksamer.

Benutzte ich zu den Versuchen

b) Schnitte von toten Blättern,

so fielen die Resultate verschieden aus und zwar je nach der Vorbehandlung des Materials. Wurde dieses im aufgekochten Zustande verwandt, so trat an daraus hergestellten Schnitten keine Krümmung ein, wie ich dies an *Asplenium trichomanes,* als auch an *Polypodium vulgare, Aspidium marginale* und *Ceterach officinarum* feststellen konnte. Wurde jedoch totes Material, wie auf Seite 494 beschrieben, in der Weise zum Aufquellen gebracht, daß Wasser in die Intercellularen nicht eindringen konnte, oder lebendes durch Ammoniak getötet und von ihm Schnitte hergestellt, so kam teilweise eine sehr gute Krümmung zustande. Die besten Ergebnisse lieferten hierbei *Ceterach officinarum* und *Polypodium vulgare*; eine schwächere Wirkung zeigte sich bei *Asplenium trichomanes.*

Für die Erklärung des scheinbar zweideutigen Verhaltens des toten Materials ist folgendes zu beachten.

Offenbar spielt der Luftgehalt der Intercellularen, der sich natürlich noch längere Zeit in den Schnitten erhält, bei diesen

Vorgängen eine wichtige Rolle, da hierdurch die Wirkung der wasserentziehenden Mittel in Bahnen gelenkt wird, wie sie sonst bei natürlichen Verhältnissen am ganzen Blatt vorliegen, d. h. in der Richtung von der oberen und unteren Epidermis her. Ist dagegen Wasser in den Intercellularen vorhanden, so findet eine Mischung mit dem wasserentziehenden Mittel statt, so daß dieses stärker verdünnt wird und eine Kohäsionswirkung nicht mehr hervorrufen kann. Hinzu kommt, daß in diesem Falle das wasserentziehende Mittel zu schnell durch die zarten Membranen der inneren Gewebe eindringt, sofern diese tot sind. Am lebenden Material ist für den positiven Erfolg die eventuelle Mitwirkung der Plasmolyse, wie wir schon früher darauf hinwiesen, in Betracht zu ziehen.

Zur definitiven Beantwortung unseres engeren Problems ist es nötig, noch auf die Frage einzugehen, inwieweit etwaige Membranschrumpfung bei den beobachteten Bewegungen als Ursache hat in Betracht kommen können, eine Frage, die wir schon früher im negativen Sinne beantwortet hatten. Zu diesem Zwecke müssen wir zunächst untersuchen, inwieweit eine Quellung von Cellulosemembranen durch die von uns angewandten wasserentziehenden Mittel hervorgerufen oder unterdrückt zu werden vermag. Es ist eine bekannte Tatsache, daß z. B. in Alkohol Cellulose keine Quellung erfährt. Auch wissen wir nach Reinke[1]), daß Stärkekörner in konzentriertem Glyzerin nicht aufquellen. Um nun eine Vorstellung von der Wirkung des von mir zu den Experimenten benutzten Glyzerins zu erhalten, habe ich einige Versuche mit den Klappen der Fruchtkapsel von *Mesembryanthemum* ausgeführt, die sich durch auffällige hygroskopische Bewegungen auszeichnen. Legt man die ganze Kapsel oder, um ein schnelleres Eindringen der Flüssigkeit zu erzielen, Schnittpräparate von ihnen in Wasser, so führen die Klappen Bewegungen aus, die einer Drehung um einen Winkel von ca. 270° entsprechen. Aller Wahrscheinlichkeit nach würde dieser Winkel noch erheblich größer werden, wenn nicht der untere Teil der Kapsel einer weiteren Drehung der Klappen ein Hindernis entgegensetzen würde. Werden nun derartige Schnitte in das von uns angewandte Glyzerin gelegt, so kehren die Klappen wieder in die Trockenstellung zurück. Von vornherein trockene Schnittpräparate führen selbst nach tagelangem Liegen überhaupt keine Bewegungen darin aus.

Wenn auch die Möglichkeit, ja die Wahrscheinlichkeit besteht, daß das pflanzliche Material sich nicht immer gleich verhalten wird, so werden wir ohne Bedenken annehmen dürfen, daß in Glyzerin keine oder nur in untergeordnetem Maße Quellung eintritt.

Nicht ganz so extrem wie Glyzerin verhalten sich die Lösungen von Salzen selbst im konzentrierten Zustande. So wissen wir nach Reinke[2]), daß in konzentrierter Glaubersalzlösung Quellung unter

---

[1]) Reinke, J., Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen. (Botan. Abhandl. von Hanstein. Bd. IV. Heft 1. p. 89.)

[2]) l. c. p. 93.

Ausscheidung von Kristallen stattfindet in ähnlicher Weise, wie es schon früher für tierische Membranen bekannt war. Hiermit stimmten wieder die Versuche mit der von mir angewandten konzentrierten Kochsalzlösung insofern überein, als beispielsweise ganz trockene Schnitte in ihr tatsächlich aufquollen, wenn auch nur im begrenzten Maße. Die Klappen beschrieben bei der Bewegung einen Winkel von ca. 90—120°. Aufgequollene Schnitte kehrten in diese Mittellage zurück.

Für unsere Versuche werden wir daher mit der Tatsache rechnen müssen, daß in konzentrierter Kochsalzlösung eine geringe, in Glyzerin gar keine Quellung möglich ist.

Wie stehen nun unsere Experimente mit den Farnblättern diesen eben geschilderten Versuchen gegenüber? Wir haben gesehen, daß, gleichviel, ob das Material tot oder lebendig war, wir immer bei den Blättern in beiden Lösungen eine Ruhelage zum Schlusse erhielten, die einer vollen Flächenentfaltung der Blätter entsprach; zu diesem Zeitpunkte waren die Membranen völlig von den wasserentziehenden Medien durchtränkt; käme nun irgendwie Schrumpfung als Einrollungsursache in Betracht, so hätten notwendigerweise die Blätter in Glyzerin eine völlig eingerollte, in Kochsalzlösung eine halb eingerollte Ruhelage einnehmen müssen. Da dies nicht geschah, konnte als Ursache also Schrumpfung nicht in Betracht kommen.

Wollten wir aber selbst die Annahme machen, daß ausnahmsweise die Membranen in den von uns angewandten Medien in gleicher Weise wie in Wasser quellen, so wäre nicht verständlich, warum bei mehreren Versuchen zeitweilig eine vorübergehende Einrollung zustande kam.

Wir sehen also, daß in keiner Weise die von uns beobachteten Bewegungen durch Schrumpfungsvorgänge erklärt werden können.

III. Anatomisch-morphologischer Teil.

In dem bisherigen Verlauf der Untersuchungen haben wir die Tatsache feststellen können, daß bei unseren Farnen als Einrollungsursache die Kohäsionsmechanismen in Betracht kommen. Den Begriff der Einrollung hatten wir bisher nur allgemein gefaßt und darunter die auftretenden Bewegungserscheinungen an den Blättern schlechthin verstanden. Es wäre wünschenswert, sich noch des Näheren darüber klar zu werden, warum die Einrollung in einer für jede Art charakteristischen Weise erfolgte, z. B. bei *Ceterach officinarum* die Oberseite zur konkaven und nicht wie bei *Asplenium trichomanes* zur konvexen Seite wurde. Eine Beantwortung dieser Frage bietet allerdings außerordentlich erhebliche Schwierigkeiten, da wir über die genaueren mechanisch-physikalischen Vorgänge im Innern der Blätter noch wenig wissen. Es kann sich daher in unserem Falle nur um einen Versuch handeln, in einigen wenigen Beispielen das prinzipiell Wichtigste bei den Einrollungsvorgängen festzustellen.

Um die Aufgabe lösen zu können, wird es sich im folgenden darum handeln, eine anatomische Untersuchung der sich krümmenden Blätter vorzunehmen. Wir werden zusehen, ob besondere Eigentümlichkeiten im Blattinnern in Beziehung zur Einrollung gebracht werden können. —

In Bezug auf Morphologie und Biologie sich einrollender Farnblätter liegen schon zwei Arbeiten vor, auf die ich später Rücksicht nehmen werde.[1]

In den Vordergrund meiner Darstellung werde ich *Ceterach officinarum* stellen, bei dem sich in Bezug auf die Einrollung ziemlich eindeutige Resultate erhalten lassen.

Zur genaueren Orientierung diene folgendes:

Der genannte Farn ist wie die übrigen von mir untersuchten Arten ein Angehöriger der Familie der Polypodiaceen. Er besitzt nach Ascherson[2]) fiederteilige Blätter, die 6—20 cm hoch werden. Die Spreite ist lederartig, im Gegensatz zu unseren gewöhnlich zarten Farnen relativ dick, oberseits kahl und auf der Unterseite sowie am Stiel mit dachziegelartig sich deckenden, am Blattrande wimperartig hervorragenden Spreuschuppen bekleidet. Fiederabschnitte finden sich jederseits neun bis zwölf. *Ceterach* ist ein typischer Xerophyt der Süd- und Westalpen, jedoch namentlich des Mediterrangebiets, und liebt trockene sonnige Felsen und alte Mauern.

Wie Borzi näher ausführt, zeigt sich bei *Ceterach* ausgezeichnet das Phänomen des Xerotropismus. Hierunter versteht der Autor die Erscheinung, daß lebende Pflanzen bei Wassermangel ihre Lage und Form zu ändern vermögen. Bei diesem Vorgange kann die Lebenstätigkeit der Pflanze vollkommen aufhören und diese in den Zustand des latenten Lebens übergehen. Bei Wasseraufnahme verschwindet jedoch die Starrerscheinung, und die Pflanze nimmt ihre alte Lebenstätigkeit wieder auf.

Ceterach-Fiedern rollen sich, wie schon früher erwähnt wurde, so ein, daß die Oberseite sich konkav krümmt, während die mit den charakteristischen braunen Schuppen besetzte Unterseite konvexe Form annimmt. Das Aufrollen bei Hinzusetzen von Wasser erfolgt unter starker Volumenzunahme sowohl in der Fläche als auch am Querschnitt; die letzte Erscheinung ist besonders an mikroskopischen Schnittpräparaten sehr deutlich.

Wir wenden uns nunmehr der anatomischen Untersuchung eines Blattes zu; es erweist sich entsprechend seiner Dicke unter dem Mikroskope aus einer großen Anzahl von Zellen zusammengesetzt.

---

[1]) Borzi, A., Xerotropismo nelle felci. (Nuovo GiornaleBot. Ital. Vol. XX. 1888. No. 4.) — Wittrock, V., Biologiska ormbunkstudier. (Acta Horti Bergiani. Band I. No. 8. Stockholm 1891.)

[2]) Ascherson und Graebner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Band 1. p. 53.

Fassen wir zunächst das Assimilationsgewebe ins Auge, so sehen wir auf dem Querschnitte typisch ausgeprägte Palisadenzellen, die in ein bis zwei Lagen angeordnet sind. Die einzelnen Zellen sind ziemlich langgestreckt und ungefähr viermal so lang wie breit. Im Flächenschnitte erscheinen sie von vier- bis sechseckiger kreisartig abgerundeter Gestalt. Infolge der reichlich vorhandenen Intercellularen, die die Zwickel in Gestalt von drei- bis viereckigen Sternen ausfüllen, berühren sich die Zellen nur in schmalen Streifen. Die betreffenden gemeinsamen Zellwandpartien sind in eigenartiger Weise nach beiden Seiten hin leistenartig verdickt und reichlich mit Tüpfeln durchsetzt. Da die Verdickung in der Mitte am stärksten ist, erscheinen die Leisten auf dem Qnerschnitte in der Form einer bikonvexen Linse. Hierdurch macht das ganze Gewebe den Eindruck eines Systems von Kreisen, die sich alle mit ihren Konturen ein wenig schneiden.

Mit dieser eigenartigen Zellwandform, die auf dem Längsschnitt verhältnismäßig schwach hervortritt, haben wir es mit einer Erscheinung zu tun, die im Pflanzenreiche nur selten vorkommt. Haberlandt[1]) gibt solche leistenfömigen Verdickungen für die Palisadenzellen der Cycas-Blätter an, die offenbar den Zweck haben, das ganze Gewebe gegen radialen Druck zu schützen.

Das Schwammparenchym der Unterseite bei *Ceterach* besteht aus mehreren Lagen dünnwandiger Zellen; sie zeigen die bekannten sternförmigen Ausstülpungen und sind parallel zur Blattfläche abgeflacht. Die Epidermis der Ober- und Unterseite wird von ziemlich großen, farblosen Zellen gebildet, deren Außen- und Innenwände vorgewölbt sind. Die Wände der Epidermis der Unterseite sind zartwandig wie das übrige Gewebe, nur die Epidermiszellen der Oberseite sind dickwandig, namentlich auf den Radial- und Außenwandungen; auch sind sie höher als die Epidermiszellen der Unterseite.

Vergleichen wir hiermit einen Querschnitt durch ein völlig trockenes Blatt — zur Vermeidung von Zerrungen durch das Messer wurde das Material in Paraffin gebettet und nach Entfernung desselben durch Xylol in venetianischem Terpentin untersucht — so fällt uns überall die Wirkung der Kohäsion auf. Im Schwammparenchym ist die Zerknitterung so stark, daß man die einzelnen Zellen kaum noch unterscheiden kann. Wichtig ist es dagegen, daß die Palisadenzellen ihre Längsstreckung bewahrt und sich hauptsächlich in der Querrichtung kontrahiert haben, so daß die Längswände häufig nahe nebeneinander herlaufen. Stellenweise sind die Palisaden durch weite Hohlräume unterbrochen, die wohl infolge der Kontraktion durch Vergrößerung eines an und für sich schon größeren Intercellularraums entstanden sind. Bei der Epidermis der Oberseite macht sich entsprechend der Lage auf der Konkavseite des Blattes eine starke Zerknitterung der Außen- und Innenwände bemerkbar; auf der Epidermis der konvexen Unterseite dagegen sind diese genannten Wände flach, und die Zellen selbst hauptsächlich senkrecht zur Fläche zusammengedrückt.

---

[1]) Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. 1904. p. 236.

Wir sehen also an diesem Schnitte die Hauptforderungen unserer Theorie bestätigt, derart, daß Kohäsionsmechanismen nicht nur schlechthin, sondern in gewisser antagonistischer Weise gewirkt haben. Ein Vergleich mit dem lebenden Schnitt zeigt uns, daß hier, genau wie wir es als theoretische Forderung schon früher aufgestellt haben, in den Palisadenzellen und dem Schwammparenchym zwei Gewebe vorliegen, deren Streckung der Zellelemente sowie die Hauptschrumpfelungsrichtung senkrecht aufeinander stehen. Letztere liegt bei den Palisadenzellen parallel, dagegen beim Schwammparenchym senkrecht zur Oberfläche des Blattes. Bei den Palisaden wird die Schrumpfelung in der angegebenen Richtung noch unterstützt durch die Leisten, die als Versteifung dienen und anders geartete Kontraktionsbestrebungen als senkrecht zu ihrer Achse verhindern. Wir können sie somit als besondere Anpassung für die Einrollungsbewegungen betrachten.

Die angegebene Erklärung findet direkt noch einen Beweis durch eine Reihe von Versuchen, die eine andere Frage gleichzeitig beantworten sollen.

Es fragt sich nämlich, ob Palisaden und Schwammparenchym die einzigen wirkenden Antagonisten sind, oder ob noch andere Gewebselemente ein entsprechendes Verhalten aufweisen. Um dies zu entscheiden, wurden die Blätter durch Flächenschnitte derart zerlegt, daß verschiedenartige Gewebselemente allein oder mit anderen kombiniert waren, beispielsweise, daß die Epidermis der Oberseite allein oder auch im Zusammenhange mit dem Palisadengewebe blieb. Wann und nach welcher Richtung trat nun beim Eintrocknen eine Einrollung ein? Es erwies sich dabei als nicht praktisch, die Versuche selbst mit diesen Flächenschnitten vorzunehmen, da dann eine Kontrolle über die vorhandenen Gewebselemente nicht genügend ausgeübt werden konnte. Dies war aber möglich, wenn von ihnen wieder Querschnitte angefertigt wurden, deren Einrollung unter dem Mikroskope direkt verfolgt werden konnte.

Ich fasse zunächst den Fall ins Auge, wo die Epidermis der Oberseite und intakte Palisadenzellen kombiniert vorhanden sind. Derartige Schnitte zeigen eine typische Krümmung, die jedoch der des ganzen Blattes direkt entgegengesetzt ist, d. h. die konvexe Seite wird von der Epidermis gebildet. Die Ursache liegt hier in einem Antagonismus zwischen Epidermis- und Palisadenzellen. Letztere kontrahieren sich, wie schon früher erwähnt wurde, parallel zur Blattoberfläche, während erstere, die doch parallel zur Oberfläche abgeflacht sind, senkrecht dazu schrumpfeln. Die Epidermis vertritt hier gewissermaßen die Schwammparenchymzellen, so daß infolgedessen, in Übereinstimmung mit der Theorie, eine Krümmung im entgegengesetzten Sinne eintreten mußte.

Waren bei einem zweiten Versuche die oberen Epidermiszellen mit angeschnittenen Palisadenzellen kombiniert, so erfolgte auch eine Einrollung in der gleichen Richtung, wie oben angegeben wurde. Abgesehen von der später zu besprechenden Wirkung der intakten Epidermiszellen allein, ist dies so zu verstehen, daß in den Resten der Palisadenzellen infolge von Kapillarwirkung, Adhäsion und Kohäsion eine gewisse Kontraktion parallel zur Fläche zustande kommt, etwa wie die Haare eines nassen Pinsels beim Verdunsten des Wassers sich dicht aneinander legen. Selbstverständlich kann es sich in unserem Falle nur um minimale Kraftäußerungen handeln, die aber ausreichen, die in diesem Falle sehr zarten Schnitte zu krümmen.

Bei einem dritten Versuche waren allein die intakten Zellen der Oberseitenepidermis oder nur ihre Außenwände übrig; auch hier kam es zu einer Krümmung, die der normalen entgegengesetzt war. Bei den Epidermisaußenwänden haben wir es zweifellos nur mit Quellungserscheinungen zu tun, indem ein Antagonismus zwischen der Cuticula und den übrigen Schichten in ähnlicher Weise besteht, wie es allgemein an Epidermisaußenwänden zu beobachten ist. Bleibt die Epidermis intakt, so liegt ungefähr derselbe Fall vor wie beim Farnannulus, insofern als die Radialwandungen und die Außenwand stärker verdickt und fester gebaut sind als die dünneren Innenwandungen. Die Kohäsion muß dann eine Krümmung derart hervorrufen, daß die Seite, auf der die zarten Zellwände liegen, zur konkaven wird; dies ist in unserem Falle die Innenseite.

Ein letztes Experiment gab Aufschluß über das Verhalten der unteren Epidermis zusammen mit dem Schwammparenchym; hierbei stellte sich eine Krümmung im richtigen Sinne ein, d. h. die Epidermis wurde zur konvexen Seite. Während diese sich fast ausschließlich senkrecht zur Oberfläche, dagegen so gut wie gar nicht in der Fläche kontrahiert, ist es beim Schwammparenchym nicht der Fall. Der Hauptsache nach wird letzteres zwar auch senkrecht zur Oberfläche schrumpfeln, doch kann es sich infolge seines lockeren Baues auch etwas in der Querrichtung zusammenziehen. Letzteres Moment führt zu einem Antagonismus zwischen Epidermis und Schwammparenchym im Sinne der angegebenen Bewegung.

Sämtliche Zellen der Ceterachfieder wirken somit im Sinne der normalen Krümmung mit Ausnahme der oberen Epidermis, die bis zu einem gewissen Grade die Einrollung hemmt. Jedoch spielt sie gegenüber dem stark ausgeprägten Antagonismus zwischen Schwammparenchym und Palisadenzellen keine Rolle.

Diese Tatsache ist bemerkenswert, da sie im direkten Gegensatz zu einer Erklärung steht, die Borzi[1]) in der schon zitierten Arbeit bringt. Sie geht davon aus, daß die Epidermis der Oberseite sich kontrahieren soll, während er dem Schwammparenchym ein ziemlich ausgesprochenes Ausdehnungsvermögen zuschreibt. In diesem Sinne sagt Borzi: „La sezione inferiore del mesofillo fogliare, ricca com' è di meati intercellulari e di lacune aerifere, costituita da cellule a pareti liscie e sottili, possiede evidentemente un' attività espansiva assai pronunciata, e l'epidermide che vi corrisponde, formata da elementi esili ed estensibile, agevola cotesta azione.“

---

[1]) l. c. p. 479.

Irgend etwas über die näheren Untersuchungen dieses Vorganges, insbesondere des problematischen Ausdehnungsvermögens des Schwammparenchyms erfahren wir gar nicht.

Ein weiteres Eingehen auf diese Erklärung dürfte sich daher erübrigen.

Im Anschluß an *Ceterach* wurde noch die Anatomie der Blätter einiger anderer Farne untersucht, die eine typische Einrollbewegung zeigen und mit denen im experimentellen Teil gearbeitet worden war. Es sind dies *Polypodium vulgare, Asplenium ruta muraria* und *Asplenium trichomanes*. In diesen Farnblättern waren dickwandige Gewebselemente, die eine Einrollung in einer gewissen Richtung etwa wie bei *Elymus arenarius* begünstigt hätten, nicht vorhanden. Bei ihnen haben wir es also mit solchen Organen zu tun, deren Einrollung nur durch das verschiedene Schrumpfelungsbestreben zweier antagonistischer Seiten zustande kommen kann. Da namentlich bei den zarteren Blättern oft schon ganz geringe Schrumpfelungsunterschiede genügen dürften, um eine Einrollung zu bewirken, so ist es verständlich, daß die ihnen entsprechenden Strukturunterschiede der Gewebe nur sehr klein sind und daher häufig einer genaueren Analyse der in Betracht kommenden Faktoren gewisse Schwierigkeiten bereiten. Ich werde mich aus diesem Grunde zum Teil nur auf eine kurze Skizzierung des prinzipiell Wichtigsten beschränken.

Als erstes Beispiel möchte ich *Polypodium vulgare* wählen.

Die Blätter dieses Farns[1]) sind verhältnismäßig fest gebaut, steif, fast lederartig und besitzen eine tief-fiederspaltige Spreite. Die Fiederabschnitte sind in großer Zahl bis zu 28 jederseits vorhanden und von lineal-länglicher Gestalt. Bei uns im Norden findet sich *Polypodium* in Knicks, an Abhängen und Felsen allgemein; es behält auch im Winter seine grünen Blätter, verliert sie jedoch im wärmeren Mediterrangebiet.

Bei Wasserverlust rollen sich die Fiedern der Blätter derartig in der Längsrichtung ein, daß die Oberseite konkav wird. Wittrock[2]) hat in der schon zitierten Arbeit geschildert, daß auch bei eintretender Kälte die Fiedern sich in derselben Richtung einzurollen vermögen; doch ist in dieser „Kältestellung“ die Krümmung nicht so intensiv wie in der „Trockenstellung“.

Betrachten wir einen Querschnitt durch eine lebende Fieder senkrecht zum Mittelnerven unter dem Mikroskop, so vermissen wir ein typisch ausgeprägtes Palisadengewebe wie es bei *Ceterach* vorhanden ist. An seiner Stelle findet sich eine Lage Zellen, die ungefähr die Gestalt von etwas abgerundeten Quadraten bez. Rechtecken besitzen. Letztere erscheinen undeutlich palisadenartig senkrecht zur Blattfläche gestreckt. Auf einem Flächenbilde sieht man, daß ihre Gestalt durch starke Wellung der Radialwände außerordentlich unregelmäßig ist. Diese Wellung steht im Zusammenhange mit den Intercellularen, die in der Form von viereckigen bis rundlichen Röhrchen ebenfalls in radialer Richtung das Gewebe durchsetzen und zwar derart, daß sie hauptsächlich der Mitte der Radialwände eingefügt sind und so nach beiden Seiten hin in Form von Membranfalten in die Zellumina sich hineinwölben. Das Schwammparenchym der Unterseite zeigt sternartige Zellformen, deren ziemlich langgestreckte Äste hauptsächlich parallel zur Oberfläche sich ausbreiten. Das Intercellularsystem ist sehr stark ausgebildet im Gegensatze zum zuerst genannten Gewebe, mit dem es durch Übergänge verbunden ist. Die Epidermis wird von Zellen gebildet, die sehr starke Außenwände besitzen. Besonders dick ist die obere Epidermis in allen ihren Teilen, bei der unteren dagegen nur die Außenwand. Besonders die Epidermiszellen, bis zu einem gewissen Grade auch die inneren Zellen des Blattgewebes, zeigen eine Streckung in der Längsrichtung der Nerven. Während die obere Epidermis mit dem darunterliegenden Gewebe im festen Zusammenhange steht, hängt die Epidermis der Unterseite in eigenartiger Weise, wie es schon Wittrock[1]) beschrieben hat, meist nur am Blattrande und unter dem Mittelnerven mit dem Parenchym zusammen. Im übrigen ist sie bis auf kleine vereinzelte Anheftstellen völlig locker und leicht beweglich, wovon man sich schon äußerlich an einer Fieder leicht überzeugen kann.

---

[1]) Nach Ascherson. l. c. p. 94.

[2]) l. c. p. 4.

Für die Erklärung der Einrollung kommen im wesentlichen drei Punkte in Betracht. Fassen wir zunächst einmal die Verteilung der Intercellularen ins Auge, so fällt uns auf, daß diese zwischen den palisadenartigen Zellen senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Wie schon früher erwähnt wurde, wird in diesem Falle eine Kontraktion senkrecht zu den Intercellularen, d. h. parallel zur Oberfläche begünstigt, um so mehr als die sie umschließenden Verbiegungen der Radialwände von vornherein schon präformierte Falten darstellen, die gegen seitlichen Druck einen viel geringeren Widerstand leisten als gegen Druck in senkrechter Richtung dazu. Die eben genannten Falten bringen es übrigens mit sich, daß die kleinsten Zellendurchmesser parallel zur Blattfläche orientiert sind, so daß auch dieser Umstand eine Kontraktion in der Querrichtung begünstigt.

Wir hatten gesehen, daß die Schwammparenchymzellen mit ihren sternförmigen Fortsätzen hauptsächlich parallel zur Fläche ausgebreitet sind. Wie schon früher beschrieben wurde, ist die Folge davon, daß die Hauptschrumpfelungsrichtung senkrecht, in geringerem Grade dagegen parallel zur Fläche erfolgen muß. In den Schrumpfelungsrichtungen von Palisadengewebe und Schwammparenchym besteht somit ein typischer Antagonismus, der im Sinne der Einrollungsrichtung wirken muß.

Als weiteren Faktor haben wir im Anschluß an das Gesagte noch das Verhältnis von Zellmasse zu Intercellularen zu berücksichtigen.

---

[1]) l. c. p. 4.

Rein theoretisch betrachtet, wird ein Gewebekomplex die stärkste Schrumpfelung erfahren, je geringer die Intercellularen ausgebildet sind, d. h. in demselben Maße wie die schrumpfelnden Zellmassen überwiegen. Wenden wir diese Überlegung auf unseren Fall an, so liegen die Verhältnisse folgendermaßen. Ich verglich auf einem Flächenbilde die Größe der Intercellularräume mit der Masse der palisadenartigen Zellen; das Verhältnis belief sich auf ungefähr 1 : 3. Beim Schwammparenchym stellte sich unter gleichen Voraussetzungen das Verhältnis 1 : 1 heraus. Unter diesen Umständen mußte auch in demselben Maße die Schrumpfelung innerhalb der Fläche in den palisadenartigen Zellen erheblich stärker als im Schwammparenchym ausfallen. Die Verhältnisse auf dem Querschnitt näher zu verfolgen, ist unnötig, da ja eine Schrumpfelung senkrecht zur Fläche direkt für die Einrollung nicht in Betracht kommt.

Außer den beiden bisher genannten Faktoren spielt noch ein drittes Moment bei der Einkrümmung eine Rolle: die Epidermis der Unterseite, die, wie schon eingangs erwähnt wurde, nur ganz locker der Unterseite aufliegt. Bei eintretendem Wassermangel wird sie sehr schnell völlig austrocknen, da ein Wasserersatz vom inneren Gewebe her infolge der geringen Zahl von Verwachsungsstellen mit ihm so gut wie garnicht stattfinden kann. In diesem Zustande bildet sie für das Wasser, das aus dem Schwammparenchym verdampfen will, einen undurchlässigen Schirm; ein Wasserverlust auf der Unterseite ist somit außerordentlich gehemmt, und es kann die Transpiration daher nur noch auf der Oberseite durch die Epidermis erfolgen. Folglich müssen dann die oberen Gewebepartien im Blatte eher ihr Wasser hergeben als das Schwammparenchym, sie somit auch schon früher als letzteres zu schrumpfeln beginnen. Für unseren Spezialfall kann dieser Vorgang jedoch nur eine Rolle spielen, wenn es nicht zum völligen Austrocknen des Blattes kommt, was ja übrigens in der Natur vorwiegend geschehen dürfte. Es vollziehen sich hierbei dieselben Vorgänge, wie wenn wir eine frische Pflanzenwurzel auf einer feuchten Unterlage, z. B. Papier, dem Eintrocknen überlassen und die bekannte Beobachtung machen, daß sie sich aufwärts krümmt. Die Erklärung ist darin zu erblicken, daß die obere Seite durch Transpiration mehr Wasser verliert und somit auch eher schrumpfelt, als die auf dem feuchten Papier liegende Unterseite.

Nachträglich sei noch bemerkt, daß die Epidermis der Unterseite auch zu schrumpfeln vermag; da jedoch die flachen Zellen senkrecht zur Längenausdehnung sich zusammenziehen, kann es zu einer bemerkenswerten Kontraktion innerhalb der Fläche nicht kommen.

Ähnlich läßt auch Wittrock[1]) bei seiner Erklärung für das Zustandekommen der „Kältestellung“ bei den Polypodium-Fiedern die untere Epidermis nur passiv an der Einrollung teilnehmen. Diese soll dagegen der Hauptsache nach durch Kontraktion der oberen Epidermis bewirkt werden. Genau wie in Borzis Abhandlung ist dies eine problematische Erklärung, die einer Begründung entbehrt.

---

[1]) l. c. p. 4.

Inwieweit die obere Epidermis bei den Kohäsionsbewegungen beteiligt ist, habe ich nicht näher untersucht.

Die Art der Schrumpfelung, wie man sie an einem Querschnitt durch ein trockenes, eingerolltes Blatt unter dem Mikroskop erkennt, entspricht ganz den vorstehenden Ausführungen.

In den folgenden Zeilen möchte ich noch in aller Kürze die zwei Farne *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* besprechen, bei denen beim Einrollen das Verhalten der Epidermis besonders in den Vordergrund tritt. Dieses Gewebe ist außerdem noch dadurch bemerkenswert, daß es wegen der Anwesenheit von Chlorophyll im Dienste der Assimilation tätig ist.

Ich beginne mit der Beschreibung des ersten Farns. Schon früher wurde geschildert, daß sich die gegenständig an einem Mittelstreif angeordneten, außerordentlich zarten und dünnen Fiedern derart einrollen, daß ihre Unterseite konkav gekrümmt wird und gleichzeitig die Fiedern an die Spindel klappen.

Unter dem Mikroskop betrachtet, erweisen sich die Gewebe ebenfalls als sehr zart, da sie meistens nur aus wenigen Zellagen bestehen, die der Zahl nach bis auf vier inkl. der beiden Epidermen herabsinken können. Ein Gegensatz zwischen Schwammparenchym und Palisadenzellen ist nicht ausgebildet; durch zahlreiche Intercellularen, die zwischen den unregelmäßig gestalteten Zellen liegen, wird das ganze Gewebe zu einem höchst lockeren. Die Epidermis der Unterseite besitzt in allen ihren Teilen zarte Wände; wie man auf einem Flächenbilde erkennt, sind die Radialwände äußerst stark verbogen, während bei den entsprechenden Wandungen der Oberseitenepidermis diese Faltung wesentlich geringer ist. Letztere zeigen sich auf dem Querschnittsbild im gewissen Grade palisadenartig ausgebildet, da sie auf ihrer Innenseite trichterförmige Ausstülpungen aufweisen, von denen unter Umständen zwei zu einer Zelle gehören können. An den Radialwänden schieben sich daher die Intercellularen zuweilen sogar fast bis zur Epidermisaußenwand vor; diese zeichnet sich durch ihre große Dicke vor den Wänden aller übrigen Zellen auffällig aus.

Da die inneren Gewebe ziemlich gleich gebaut sind, wird in ihnen ein Antagonismus in Bezug auf Schrumpfelung, in dem Sinne, wie wir ihn früher besprochen haben, kaum zustande kommen. Dagegen muß angenommen werden, daß die obere Epidermis infolge der Festigkeit der dicken Außenwand bei der Eintrocknung eine Kontraktion in der Fläche nur in geringem Grade erfährt und hierdurch zu sämtlichen übrigen Geweben, die sich durch Schrumpfeln verkürzen, in Antagonismus tritt. Diese Tatsache wird bestätigt durch den Befund eines von einer eingerollten Fieder hergestellten Querschnittes. Die Außenwände der oberen Epidermiszellen sind fast vollständig flach, während die Radial- und Innenwandungen sehr stark verbogen sind. Noch mehr gilt dies für die übrigen

Gewebe und besonders für die untere Epidermis, der Außen- und Innenwände harmonikaartig gefaltet sind.

Dasselbe Prinzip, das bei *Asplenium trichomanes* die Einrollung bewirkt, dürfte auch bei *Asplenium ruta muraria* zur Geltung kommen. Die Blätter krümmen sich so, daß die Epidermis der Unterseite die konkave Seite einnimmt. Auch hier finden wir eine obere Epidermis mit besonders dicken Außenwänden, während die Wände sämtlichen übrigen Gewebes zart sind. Die Radialwände der unteren Epidermis sind wieder stark gewellt, während bei der oberen so gut wie gar keine Wellungen vorkommen. Im Innern des Blattes besteht eine Differenzierung der Gewebe, die auf den ersten Blick nach unseren früheren Erfahrungen eine Einrollung in entgegengesetzter Richtung als in der angegebenen erwarten läßt; denn es finden sich typische Palisaden- und Schwammparenchymzellen, von denen die ersteren ungefähr zwei Drittel des ganzen Blattquerschnittes einnehmen.

Eine nähere Betrachtung lehrt uns jedoch Folgendes. Die Palisadenzellen, die in zwei Reihen vorkommen, erscheinen sowohl auf dem Querschnitte als auf dem Flächenbilde außerordentlich locker und unregelmäßig. Namentlich auf dem letzteren sieht man, daß die Zellen sich zwar häufiger berühren, trotzdem aber isoliert sind und seltener einzelne Verwachsungsstellen aufweisen. Das Schwammparenchym zeigt den charakteristischen Bau mit ziemlich reichlich vorhandenen Intercellularen.

Kommt es jetzt zum Eintrocknen bezw. Schrumpfeln, so wird sich zwar jede einzelne der Palisadenzellen senkrecht zu ihrer Längsrichtung, d. h. parallel zur Fläche kontrahieren. Dies geschieht aber so selbständig für sich wegen der zwischen ihnen liegenden Intercellularräume, daß eine Verkürzung des ganzen Palisadengewebes jedenfalls nicht mehr innerhalb der Fläche erfolgt als bei dem Schwammparenchym. An einer derartigen Verkürzung nimmt aber die obere Epidermis überhaupt nicht Teil und infolgedessen muß es wieder zu einem Antagonismus zwischen ihr und dem übrigen Gewebe kommen wie bei *Asplenium trichomanes.* Dies wird bestätigt durch dieselben Bilder im trockenen Zustande, wie wir sie bei *Asplenium trichomanes* sahen.

Absichtlich habe ich mich bei den letzten Farnen sehr kurz gefaßt, und es sind manche Spezialfragen nicht näher verfolgt worden, z. B. warum die Fiedern von *Asplenium trichomanes* an die Spindel klappen und in gewissen Fällen eine Einrollungsrichtung bevorzugt wird, wie etwa bei *Asplenium ruta muraria* die Längsrichtung. Diese Frage zu lösen, muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben; mir kam es bei den Untersuchungen nur darauf an, das prinzipiell Wichtigste an den Einrollungsvorgängen festzustellen.

Nach Abschluß meiner Arbeit ist in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik eine Abhandlung von Hannig[1]): „Über den Öffnungsmechanismus der Antheren“ erschienen. Der Autor wendet darin z. T. dasselbe Prinzip an, das wir unseren Ausführungen zugrunde gelegt haben, indem er durch wasserentziehende Mittel die Antheren zum Öffnen bringt.

---

[1]) Band 47. 1910. Heft 2. p. 186.

Ein Eingehen auf die Arbeit war nicht mehr möglich.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Die Einrollung der von mir untersuchten Farnblätter von *Ceterach officinarum, Polypodium vulgare, Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* beruht auf Kohäsions- und nicht auf hygroskopischen Mechanismen.

2) Zum Nachweis der Kohäsionsmechanismen wurden in einer Reihe von Versuchen die von Steinbrinck angegebenen Methoden mit Erfolg angewandt.

3) Besonders günstige Erfolge wurden mit einer neuen Methode erzielt, die es erlaubte, nicht nur an Schnitten, sondern vor allem auch an intakten Farnblättern Beobachtungen anzustellen, und auf der Anwendung wasserentziehender Mittel beruhte.

4) Bei der Einrollungsbewegung darf die Wirkung des Turgors nicht völlig außer acht gelassen werden, da es ihm vorbehalten bleibt, am lebenden Blatte als letztes Entfaltungsstadium die völlige Ausbreitung in der Fläche zu bewirken. Dies gilt nicht nur für die oben genannten Farnblätter, sondern auch für *Elymus arenarius,* ein Gras, das ebenso wie die Ringe am Farnsporangium zur Kontrolle der unter 3. angegebenen Methode diente.

5) Die Einrollungsbewegung ließ sich ungezwungen in Beziehung zu dem anatomischen Bau des Blattes bringen.

31 JAN. 1911